

Série A, N° 592
N° d'ordre 1324

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ANDRÉ COMBAULT

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA RESPIRATION ET DE
LA CIRCULATION DES LOMBRICIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenu le *10* Janvier 1909, devant la Commission d'examen.

MM. Y. DELAGE.... *Président.*

MOLLIARD..... } *Examineurs.*
MICHEL..... }

PARIS

FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR

108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

—
1909



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Série A, N° 592
N° d'ordre 1324

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

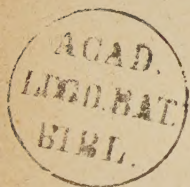
ANDRÉ COMBAULT

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA RESPIRATION ET DE
LA CIRCULATION DES LOMBRICIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *f* Janvier 1909, devant la Commission d'examen.

MM. Y. DELAGE.... *Président.*
MOLLIARD..... } *Examineurs.*
MICHEL..... }



PARIS
FÉLIX ALCAN, ÉDITEUR
108, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 108

—
1909

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen.	P. APPELL, <i>Professeur</i> .	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire.	G. DARBOUX, —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires.	L. TROOST.	
	Ch. WOLF.	
	J. RIBAN.	
Professeurs	LIPPMANN.	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ.	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD.	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ.	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Y. DELAGE.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	G. BONNIER	Botanique.
	DASTRE.	Physiologie.
	KOENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN.	Géographie physique.
	GOURSAT.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN.	Histologie.
	PELLAT.	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique.
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER.	Astronomie physique.
	PAINLEVE.	Mathématiques générales.
	HAUG.	Géologie.
	TANNERY.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	RAFFY	Application de l'analyse à la géométrie.
	HOUSSAY.	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.	Chimie.
	G. BERTRAND.	Chimie biologique.
	M ^{me} CURIE	Physique générale.
	N.	Chimie.
	N.	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	N.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
Professeurs adjoints.	PUISEUX	Mécanique et Astronomie.
	LEDUC	Physique.
	HADAMARD.	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	MATRUCHOT	Botanique.
	MICHEL.	Minéralogie.
	BOUVEAULT.	Chimie organique.
	BOREL	Théorie des fonctions.
	G. PRUVOT.	Anatomic comparée.
	CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Secrétaire.	A. GUILLET.	

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
DE LA RESPIRATION
ET DE LA CIRCULATION DES LOMBRICIENS

INTRODUCTION

Malgré de longues recherches bibliographiques, nous n'avons pu trouver aucun travail sérieux sur la respiration des Lombrics et même des Oligochètes en général; nous ne parlons pas naturellement des travaux qui, comme l'article de Gegenbaur : « Ueber die Sogenante. Respirationsorgane der Regenwürmer » datant de 1852 et portant sur les néphridies, reposent sur des erreurs universellement reconnues aujourd'hui.

Tous les auteurs concluent que, puisqu'il n'existe pas, à part quelques rares exceptions, d'organes respiratoires différenciés chez les Oligochètes, leurs échanges gazeux doivent évidemment s'effectuer uniquement par les téguments.

Il est à noter cependant que, chez les Oligochètes aquatiques, on a décrit comme des branchies un certain nombre d'appendices externes. Ces branchies rappellent du reste assez bien les digitations branchiales des Polychètes.

Ce sont, par exemple, les pavillons anaux de quelques Naïdae : le *Branchiodrilus semperi* (Madras) possède un pavillon anal à 4 digitations, *Dero vaga* Leidy (Philadelphie) un pavillon à 2 digitations; enfin le *Dero digitata* possède un pavillon à 4 digitations qui, cet animal vivant en France, a été beaucoup mieux étudié et dont le rôle respiratoire n'est plus discuté.

Parmi les Tubicimorphes, l'*Hesperodrilus branchiatus* du Chili,

l'*Hesperodrilus albus* des îles Falkland, l'*Alma Nilotica* d'Égypte possèdent des appendices branchiaux, qui, placés latéralement sur les segments de la région postérieure du corps, rappellent bien davantage encore les branchies des Polychètes.

Mais chez les Lumbricimorphes toute trace d'appareil respiratoire externe a disparu.

Nous nous sommes donc proposé de rechercher comment s'opéraient les échanges gazeux chez les Lumbricides, c'est-à-dire :

- a) De vérifier la respiration cutanée.
- b) De voir si cette respiration cutanée est uniforme sur toute l'étendue des téguments, ou si, au contraire, certaines régions étaient plus spécialement différenciées pour cette fonction.
- c) De rechercher, s'ils existaient, les autres organes respiratoires et de les étudier.

Ces recherches nous ont amené naturellement à étudier de nombreux détails de la circulation des Lombrics et à préciser certains points restés obscurs jusqu'ici.

Presque toutes nos expériences ont porté sur des spécimens de l'espèce *Helodilus trapezoides*. Ce ver en effet présentait pour nous de grands avantages : il est grand ; il est facile à trouver dans les environs de Paris, ce qui était nécessaire pour des recherches exigeant parfois de très nombreux échantillons¹ ; enfin il doit être

1. Nous avons indiqué dans un article publié dans le *Journal de l'Agriculture* d'octobre 1906, en collaboration avec M. E. de Ribaucourt, les différents procédés pour recueillir les Lombrics :

Pour des raisons que nous indiquerons au cours de cette étude, on ne trouve en général dans un sol déterminé qu'un très petit nombre d'espèces. Chaque espèce ne vivant que dans le milieu bien déterminé qui lui convient. L'*Eisenia fetida* ne se trouvant que dans le terreau situé sous le fumier, ou par suite dans les terres fraîchement fumées.

L'*Helodrilus trapezoides* se trouve dans la terre végétale des jardins, principalement lorsque cette dernière n'est ni trop grasse ni trop fumée. Il vit toujours dans la terre humide et pendant la sécheresse il s'enfonce à plusieurs mètres de profondeur, si bien qu'il nous est arrivé de ne pas pouvoir nous procurer d'échantillon pendant plusieurs mois. Ou bien lorsque nous en avions absolument besoin il nous fallait arroser abondamment et plusieurs jours un endroit déterminé et bien choisi, pour y entretenir une humidité suffisante. On peut alors bêcher le sol ; mais ce moyen est long et pénible. De nombreux auteurs ayant considéré le ver de terre comme un animal nuisible, enseignent différents moyens de les détruire et par suite de se les procurer.

En arrosant la terre soit d'un lait de chaux étendu, soit d'une solution étendue de chlorure de sodium, soit avec une décoction de plantes à saveur âcre (feuilles de tabac, persil, brou de noix, chanvre, etc.) on ne tarde pas à voir les vers sortir du sol. Il en est de même lorsqu'on asperge la surface avec un balai imprégné d'une

considéré comme un type des plus évolués, des plus différenciés notamment au point de vue des organes qui étaient connus jusqu'ici sous le nom de « glandes de Morren » et dont nous avons eu beaucoup à nous préoccuper puisque la majeure partie de cette étude leur est consacrée.

Mais loin de nous en tenir systématiquement à cette espèce prise pour type, nous avons basé toute une partie de notre argumentation sur l'étude de l'anatomie et de la physiologie comparée des Lombricides.

*
* *

J'ai été amené à choisir ce sujet à la suite d'une étude sur « l'utilité des vers de terre en agriculture » que nous avons publiée en collaboration avec M. E. de Ribaucourt. Ribaucourt me témoigne depuis longtemps une grande affection dont je suis fier. Il est un Lumbricidiologiste distingué; maintes fois je serai obligé de citer dans cette thèse les nombreux travaux qu'il a publiés sur les Lumbricides. Il était naturel que son amitié agissant sur moi à une époque où j'hésitais sur le sujet de mes recherches, m'ait poussé dans la voie qu'il avait lui-même parcourue et où il pouvait mieux m'aider de ses conseils, je lui suis trop reconnaissant de cela et de bien d'autres choses pour ne pas profiter de l'occasion qui m'est offerte de lui témoigner toute ma gratitude.

Mes recherches étaient déjà largement ébauchées, lorsque pendant l'année scolaire 1903-1906 je fus appelé à remplir les fonctions de préparateur auxiliaire au Laboratoire d'Histologie de la Faculté de Médecine. Là M. le Professeur agrégé Retterer, chef des travaux, voulut bien s'intéresser à mes recherches, mettre à ma disposition tout le matériel dont j'avais besoin, et m'aider des conseils de

dissolution d'eau forte (93 grammes) et de nitrate de mercure (4 grammes) dans 20 litres d'eau de pluie (on emploie l'eau de pluie pour éviter la chaux) (Heraud, *Secret de l'Économie domestique*).

Tous ces moyens ont non seulement l'inconvénient de nuire aux plantations, ce qui limite le champ de recherche, mais encore les vers obtenus par ce procédé lorsqu'ils ne meurent pas immédiatement sont impropres aux expériences physiologiques.

Il est beaucoup plus simple d'employer le moyen suivant : On enfonce dans la terre un bâton ou mieux une bêche et on lui imprime un mouvement de va-et-vient de façon à ébranler le sol d'alentour, des vers ne tardent pas à sortir et il suffit de les ramasser.

sa haute expérience. M. Paul Mulon, préparateur, sous la direction duquel je travaillais alors, aujourd'hui professeur agrégé, m'apportait chaque jour ses encouragements et mille conseils qui me furent des plus utiles. C'est à lui notamment que je dois l'idée des coupes par congélation qui m'ont donné les résultats les plus satisfaisants. Enfin pendant l'année féconde que j'ai passée au Laboratoire d'Histologie de la Faculté de Médecine j'eus encore à me louer du concours que m'a apporté mon collègue et ami Marius Lubin. Intéressé par mes travaux il n'hésita pas à consacrer plusieurs mois à me seconder. Je dois à son aide bien des résultats.

Pendant les années 1906-1907 et 1907-1908, j'ai rempli les fonctions de préparateur au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences et MM. Remy Perrier et Fischer, mes chefs en Sorbonne, ne m'ont jamais ménagé leur bienveillant appui.

Au cours de l'année 1906-1907, j'ai publié 7 notes à la Société de Biologie¹ — M. Lapique voulut bien soulever sur mes recherches quelques critiques auxquelles je me suis efforcé de répondre. — Au cours des discussions engagées M. Giard, le regretté président de la savante société, me fit l'honneur de m'apporter de précieux arguments. M. G. Bohn m'a fourni des documents des plus intéressants extraits de nos propres travaux.

Enfin M. Caullery voulut bien présenter pour moi au Congrès de la Société pour l'avancement des Sciences (Reims, août 1907) un Rapport sur la Respiration des Lombrics. Ces publications me valurent le prix Trémond de la Faculté des Sciences.

Les concours et les encouragements ne m'ont donc pas été ménagés et je ne sais comment témoigner à chacun ma vive reconnaissance.

1. Quelques expériences pour déterminer le rôle des glandes calcifères des Lombrics, *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 16 mars 07, t. LXII, p. 440. — Sur l'histologie des glandes calcifères des Lombrics, *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 16 avril 07, t. LXII, p. 570. — Recherches sur le développement des glandes calcifères des Lombrics, *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 20 avril 07, t. LXII, p. 630. — Recherches sur la circulation des « glandes calcifères des Lombrics, *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 11 mai 07, t. LXII, p. 854. — Du cours du sang chez l'*Heliodrilus caliginosus* *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 1^{er} juin 07, t. LXII, p. 1003. — De l'influence du milieu sur la « Sécrétion des glandes calcifères » des Lombrics, *Comptes rendus de la Soc. de Biol.*, 27 juillet 07, t. LXIII, p. 268.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Gen. Branchiodrilus.

Branchiodrilus semperi (Bourne).

1890. *Chætobranchus* S., Bourne *in* : Quart. J. micr. Sci., n. ser., v, 31, p. 83, t. XII.

Gen. Dero.

D. digitata (Müller).

1771. « Blinde Naide ». — O. F. Muller, Würm. süss. salz Wassers, p. 90, t. V, f. 1-3.
1774. *Nais digitata*. — O. F. Muller, Verm. terr. fluv., v. t. II, p. 22.
1815. *Dero d.* — Oken. Lehrb. Naturg.; v. 31, p. 363, 850, t. XI, f. 2.
1886. *D. d.* — Stolic *in* : S. B. Böhm. Ges., 1885; p. 310, t. I, f. 1-23; t. II, f. 1-7.
1893. *D. d.* — Stieren *in* : S. B. Ges. Dorpat, v. 10, p. 122.
1828. *Nais* (Proto) *d.* — Blainville *in* : Dict. Sci. nat., v. 57, p. 498.
1838. *Uronais d.* — Gervais *in* : Bull. Acad. Belg., v. 5, p. 18.
1843. Proto *d.* — Orsted *in* : Naturh. Tidsskr, v. 4, p. 133.
? 1819. *Xantho hexapoda*. — Dutrochet *in* : Bull. Soc. philom., p. 155.

D. vaga (Leidy).

1880. *Aulophorus vagus*. — Leidy *in* : Amer. Natural, v. 14, p. 423, f. 3, 4.
1885. *A. v.* — Reighard *in* : P. Amer. Ac., v. 20, p. 88, t. I, f. 1-10; t. II, f. 11-20; t. III, f. 21-31.
1890. *Dero vaga*. — L. Vaillant, Hist. nat. Annel., v. 3 II, p. 383.
1893. *D. v.* — Stieren *in* ; S. B. Gest. Dorpat, v. 10, p. 107.
1887. *D. furcata* (part). — Bousfield *in* : J. Linn. Soc., v. 20, p. 105.

Gen. Hesperodrilus.

Hesperodrilus branchiatus (Beddard).

1894. *H. b.* — Beddard *in* : Ann. nat. Hist., sér. 6, v. 13, p. 206.
1896. *H. b.* — Beddard *in* : Ergeb. Hamburg Magalh. Sammlr. Naid. Tubif. Terricol, p. 15.

Hesperodrilus albus (Beddard).

1894. H. a. — Beddard *in* : Ann. nat. Hist., ser. 6, v. 13, p. 206.
 1896. H. a. — Beddard *in* : Ergebl Hamburg Magalh. Sammlr. Naid.
 Tubif. Terricol, p. 11, f. 17, 19.

Gen. Stuhlmannia.

S. variabilis (Mchlsn).

1890. S. v. — Michaelsen *in* : Mt. Mus. Hamburg., v. 7, p. 24.
 1896. S. v. — Michaelsen *in* : D.-O. Afr., v. 4, Regenw, p. 22.

Gen. Eisenia.

Eiseina fætida (Sav).

1826. Enterion fætidum. — Savigny *in* : Mém. Acad. France, v. 5, Hist.
 Ac., p. 182.
 1837. Lumbricus fætidus. — Dugès, *in* : Ann. Sci. nat., sér. 2, v. 8, p.
 17, 21, t. I, f. 4.
 1874. Allolobophora fætida. — Eisen *in* : Öfv. Ak. Förh., v. 30, nr. 8,
 p. 50, t. XI, f. 3, 4.
 1884. A. f. — Rosa, Lumbric. Piemonte, p. 26.
 1894. A. fætidus. — W. W. Smith *in* : Tr. N. Zealand Inst., v. 25, p. 117.
 1877. Eisenia fætida. — Malm. *in* : Öfv. Hortik. Förh. Goteborg, v. 1,
 p. 45.
 1893. Allolobophora [(Notogama)] f. — Rosa *in* : Memorio Acc. Torino,
 sér. 2, v. 43, p. 424, 426.
 1835. Lumbricus semifasciatus. — Burmeister, Zool. Hand. Atl.,
 t. XXXIII, f. 3, 3 a-c.
 1836. L. annularis. — R. Templeton *in* : Mag. nat. Hist., v. 9, p. 23½.
 1842. L. olidus. — Hoffmeister, Verm. Lumbric., p. 25, t. I, f. 1-10, 30.
 ? 1849. L. luteus. — E. Blanchard *in* : Gay. Hist. Chile, v. 3, p. 42.
 ? 1873. L. rubro-fasciatus. — W. Baird *in* : J. Linn. Soc. v. 11, p. 97.
 1877. L. annulatus. — F. W. Hutton *in* : Tr. N. Zealand Inst., v. 9,
 p. 352, t. XV, f. D.
 1887. Eudrilus? a. — W. W. Smith *in* : Tr. N. Zealand Inst., v. 19,
 p. 136.
 1889. Lumbricus (Allobophora) a + L (A.) fætidus. — L. Vaillant. Hist.
 nat. Annel., v. 31, p. 149, 147, t. XXI, f. 1.
 ? 1892. Allolobophora sp. (Lumbricus, ruber Boeck *in* : M. S. + L.
 costatus Grube *in* M. S.) Michaelsen *in* Arch. Naturg., v. 581,
 p. 212.

Eisenia rosea (Sav).

1826. *Enterion roseum*. — Savigny in : Mem. Ac. France, v. 5, Hist. Ac., p. 182.
1837. *Lumbricus roseus*. — Ant. Duges in : Ann. Sci. nat., sér. 2, v. 8, p. 17, 20.
1893. *Allolobophora* [(Notogama)] *rosea*. — Rosa in : Mem. Acc. Torino, sér. 2, v. 43, p. 424, 427.
1893. A. (N.) r. — Rosa in : Boll. Mus. Torino, v. 8, nr. 160, p. 2.
- ? 1845. Var. *Lumbricus communis anatomicus* (part?) — Hoffmeister, Regenwürmer, p. 28.
1874. *Allolobophora mucosa*. — Eisen in : Öfv. Ak. Förh., v. 30, nr. 8, p. 47, t. XII, f. 7-10.
1884. A. m. — Rosa Lumbric Piemonte, p. 33.
1886. A. m. — Rosa in : Atti Ist. Veneto, sér. 6, v. 4, p. 676.
1879. *Lumbricus mucosus*. — Tauber, Annul. Dan., p. 68.
1875. L. *aquatilis*. — Yejdovsky in S. B. Böhm. Ges., p. 199.
1885. *Allolobophora a.*, A. *aquatilis*. — Örley in : Ertek Term. Magyar Ak., v. 15, nr. 18., p. 24, 28.
1882. *Lumbricus carneus* (err., non *Enterion carneum*, Savigny, 1826), — Vejdovsky, Brunnenw., Prag, p. 51.
1884. *Allolobophora carnea*. — Vejdovsky, Syst. Morphol. Olig., p. 61.
1889. *Lumbricus* (*Allolobophora*) *carneus* + L. (A.) *roseus*. — L. Vaillant, Hist. nat. Annel., v. 31, p. 136, 137.
1896. *Allolobophora danieli rosai*. — Ribaucourt in : Rev. Suisse Zool., v. 4, p. 39, t. 1, f. 20.

Gen. Helodrilus.

H. (A.) caliginosus (Sav.).

1826. *Enterion caliginosum*. — Savigny in : Mem. Ac. France, v. 5, Hist. Ac., p. 180.
1837. *Lumbricus caliginosus*. — Ant. Dugès in : Ann. Sci. nat., sér. 2, v. 8, p. 17, 19.
1893. *Allolobophora* [(A.)] *caliginosa*. — Rosa in : Mem. Acc. Torino, sér. 2, v. 43, p. 424, 442.
1893. A. (A.) c. — Rosa in : Boll. Mus. Torino, v. 8, nr. 160, p. 7.
1828. *Lumbricus trapezoides*. — Ant. Duges in : Ann. Sci. nat., v. 15, p. 289.
1885. *Aporrectoeda t.* — Örley in : Ertek. Term. Magyar, Ak., v. 15, nr. 18, p. 23.

1886. *Allolobophora* t. — Rosa in : Atti Ist. Veneto, sert 6, v. 4, p. 677.
 1892. *A. trapezoidea*. — Friend in : J. Linn. Soc., v. 24, p. 315.
 ? 1836. *Lumbricus gordianus* + *L. lividus*. — R. Templeton in Marg.
 nat. Hist., v. 9, p. 235.
 ? 1837. *L. purus*. — Ant. Duges in : Ann. Sci., nat. sér. 2, v. 8, p. 17, 22.
 ? 1889. *L. (L.) p.* — L. Vaillant, Hist. nat. Annel, v. 31, p. 126.
 1843. *L. anatomicus* (part). — Hoffmeister in : Arch. Naturg, v. 91,
 p. 188.
 1845. Var. *L. communisa*. (part) + Var. *L. c. carneus*. — Hoffmeister,
 Regenwürmer, p. 28, 27.
 ? 1871. *L. c. olivaceus* + *L. c. pellucidus*. — Eisen in : Öfv. Ak. Förh,
 v. 27, p. 964, t. XII, f. 11-14.
 ? 1867. *L. hortensiae* — *L. novaehollandiae*. — Kenberg in : Öfv. Ak.
 Förh, v. 23, p. 98, 99.
 1874. *Allolobophora turgida*. — Eisen; Öfv. Ak. Förh, v. 30, nr 8, p. 40.
 1884. *A. t.* — Rosa, Lumbric. Piemonte, p. 29.
 1894. *A. t.* — W. W. Smith in : Tr. N. Zealand Inst., v. 25, p. 117.
 1884. *Lumbricus turgidus*. — Levensen in Vid. Meddel, 1883, p. 243.
 1874. *Allolobophora turgida forma tuberculata*. — Eisen in : Öfv. Ak,
 Forh. v. 31, ser. 2, p. 43.
 1877. *Lumbricus levis* (part). — F. W. Hutton in : N. Zealand J. Sci,
 v. 1, p. 585.
 1891. *Digaster laevis*. — Beddard in : P. phys. Soc. Edinb., v. 10, p. 278.
 1883. *Lumbricus cyaneus*. — Vejdovsky in : S. B. Böhm. Ges., p. 228.
 1886. *L. novaehollandiae* + *L. (Allolobophora) Australiensis*. — Fletcher
 in : P. Linn. Soc. N. S. Wales, ser 2, v. 1, p. 539, 946.
 1889. *L. (A) communis* + *L. (A.) caliginosus* + *L. (A) trapezoideus*
 + *L. (A.) levis* (part) + *L. (A.) turgidus*. — L. Vaillant, Hist.
 nat. Annel., v. 31, p. 134, [t. XXI, f. 4; p. 138, 139, t. I, f. 3, t. VI,
 f. 5, t. XXII, f. 5; p. 144, 150.
 1896. Subsp. *Allolobophora beddardi*. — Ribaucourt in : Rev. Suisse
 Zool., v. 4, p. 53, t. I, f. 22.
 1899. *A. inflata*, Michaelsen. — in : Zool. Jahrb. Syst., v. 12, p. 124.

*H. Trapezoides*¹.

1828. *Lumbricus t.* — Ant. Dugès in : Ann. Sci. nat., v. 15, p. 289.
 1896. Subsp. *Allolobophora beddardi*. — Ribaucourt in : Rev. Suisse
 Zool., v. 4, p. 53, t. I, f. 22.

1. Malgré la similitude des caractères extérieurs il nous a semblé impossible de considérer l'*H. trapezoides*, comme une sous-espèce de *H. caliginosus* ainsi que le fait Michaelsen. Les différences dans la morphologie interne sont considérables. Nous insisterons sur ces différences au cours de notre étude.

1899. *A. inflata*. — Michaelsen in : Zool. Jahrb. Syst., v. 12, p. 124.
 1900. *H. Caligin. T.* — Michaelsen oligochaeta in : Tierreich. Berlino.
 1908. *H. T.* — A. Combault.

H. (A.) chloroticus (Sav.).

1826. *Enterion chloroticum* + *E. virescens* — Savigny in : Mém. Acad. France, v. 5, Hist. Ac., p. 183.
 1837. *Lumbricus chloroticus* — Ant. Duges in : Ann. Sci. nat., ser. 2, v. 8, p. 17, 19.
 1884. *Allolobophora chlorotica* — Vejdovsky syst. Morphol. Olig. p. 60.
 1884. *A. c.* + Rosa, *Lumbric* — Piemonte, p. 34.
 1893. *A. [(A)] c.* — Rosa in : Mem. Acc. Torino, ser. 2, v. 43, p. 424, 446.
 1885. *Apporectodea c.* — Örley in : Ertek. Term. Magyar Ak., v. 15, nr. 18, p.
 1828. *Lumbricus anatomicus* — Ant. Duges in : Ann. Sci. nat., v. 15, p. 289.
 1843. *L. riparius* — Hoffmeister in : Arch. Naturg., v. 91, p. 189, t. IX, f. 4.
 1871. *L. r. pallescens* + *L. r. rufescens*, — Eisen in : Öfv. Ak. Förh, v. 27, p. 966, t. XIII, f. 18, 19.
 1874. *Allolobophora riparia* — Eisen in : Öfv. Ak. Förh, v. 30, nr. 8, p. 46.
 1845. *Var. lumbricus communis luteus* — Hoffmeister, Regemvürmer, p. 29.
 1865. *L. viridis* — Johnston, Cat. Brit. non paras. Worms, p. 60.
 1882. *Allolobophora neglecta* — Rosa in : Atti. Acc. Torino, v. 18, p. 170 (Monstros?)
 1889. *Lumbricus (Allolobophora) n* + *L. (A.) chloroticus* + *L. (A.) anatomicus*, L. Vaillant, Hist. nat. Annel., v. 31, p. 113, 135.
 1892. *Allolobophora cambrica* — Friend in : Essex Natural, v. 5, p? (Monstros?).
 1896. *Var. A. curiosa* + *Var. A. waldensis* + *Var. A. morgensis* + *A. (A.) cambris* Ribaucourt in : Rev Suisse Zool. v. 4, p. 46, 47, t. II, f. 44, 45, 49, p. 94.

H. (D.) octaedrus (Sav.).

1826. *Enterion octaedrum* — Savigny, in : Mém. Ac. France, v. 5, Hist. Ac., p. 183.
 1837. *Lumbricus octaedrus*, *L. vetaedrus* (laps) — Ant. Dugès in : Ann. Sci. nat., ser. 2, v. 8, p. 17, 24, 35, t. I, f. 10.

1887. *Allolobophora octaedra* — Rosa *in* : Boll. Mus. Torino, v. 2, nr. 31, p. 2.
 1887. A. [(*Dendrobaena*)] *octaedra* — Rosa, *in* : Mem. Acc. Torino, sér. 2, v. 43, p. 424, 437.
 1888. D. *octaedra*, — Vejdvsky *Entwickgesch. Unters.*, p. 41.
 1848. *Lumbricus flaviventris*, — R. Leuckart *in* : Arch. Naturg., v. 151, p. 159.
 1881. L. *puter* (part) — Eisen *in* : Öfv. Ak. Förh. v. 27, p. 959.
 1874. *Dendrobaena boeckii* — Eisen *in* : Öfv. Ak. Förh., v. 30, nr. 8, p. 53, t. XII, f. 5.
 1879. *Lumbricus b.* — Tauber. *Annul. Dan.*, p. 69.
 1884. *Allolobophora b.* — Rosa, *Lumbric. Piemonte*, p. 48.
 1885. *Octolasion b.* — Örley *in* : Ertek. Term. Magyar Ak., v. 15, t. XXI, f. 2.
 1882. D. *camerani* — Rosa *in* : Atti Acc. Torino, v. 18, p. 172.
 1884. D. *rubida* — Vejdvsky, *Syst. Morphol. Olig.* p. 60.
 1889. *Lumbricus* (D.) *camerani* + L. (D.) *boeckii* + L. (D.) *octaedrus*.
 L. Vaillant, *Hist. nat. Annel.*, v. 31, p. 113, 118, 119, t. XXI, f. 5.
 1896. Var. *Allolobophora liliputiana* + Var. *alpinula* — Ribaucourt *in* :
Revue Suisse Zool., v. 4, p. 32, 33. t. II, f. 37, 38.

Genr. Octolasum. Örley, em., Rosa.

O. lacteum (Örley.)

- ? 1845. Var. *Lumbricus communis cyaneus* + L. *stagnales* (part.?) —
 Hoffmeister, *Regenwürmer*, p. 24, 35.
 ? 1889. L. (*Dendrobaena*) s. (part.?) — L. Vaillant. *Hist. nat. Annel.*,
 v. 31, p. 118.
 1881. L. *terrestris* var *lacteus* + L. t. var. *rubidus* — Örley *in* : Math.
 term. Közlem Magyar Ak., v. 16, p. 584.
 1884. *Allolobophora profuga* — Rosa, *Lumbric. Piémonte*, p. 47, t. f. 9.
 1885. *Octolasion rubidum* + O. *profugum* + O. *gracile* + O. *lacteum*.
 — Örley *in* : Ertek. Term. Magyar Ak., v. 15, nr. 18, p. 16,
 17, 18, 21.
 1889. *Lumbricus* (*Allolobophora*) *profugus* + L. (O.) *gracilis* — L. Vail-
 lant, *Hist. nat. Annel.*, v. 31, p. 113.
 1893. *Allolobophora* [(O.?) g. + A. [(O?)] *rubida* + A. *cyanea profuga* —
 Rosa *in* : Mem. Acc. Torino, sér. 2, v. 43, p. 424, 459, 460, 455.
 1896. Subsp. A. (*Octalasion*) *rubida* + Subsp. A. (O.) *gracilis* + Var. A.
sylvestris — Ribaucourt *in* : Rev. Suis. Zool., v. 4, p. 65, t. 2,
 f. 48, p. 64, t. II, f. 46, p. 95.

Gen. Lumbricus, L., em. Eisen.

L. terrestris, L. Müller.

- ? 1738. *L. t.* — (part.) Linné, *Syst. Nat.*, ed. 10, p. 647.
 1774. *L. t.* — (part) O. F. Muller, *Verm. terr. fluv.*, v. 1, II p. 24.
 1780. *L. t.* — (part. : norvégicus) O. Fabricius, *Fauna Groend*, p. 277.
 1825. *L. terrester* — (part.?) Blumenbach, *Hando, Naturg.*, ed. 11, p. 365.
 1826. *Enterion herculeum* — Savigny *in* : *Mém. Ac. France*, v. 5, *Hist. Ac.*, p. 180.
 1837. *Lumbricus herculeus* — Ant. Dugès *in* : *Ann. Sci. nat.*, ser. 2, v. 8, p. 17, 21; t. I, f. 5.
 1884. *L. h.* — Rosa, *Lumbric Piemonte*, p. 22.
 1842. *L. agricola* Hoffmeister, *Verm. Lumbric.* p. 24, t. I, f. 11-14.
 1867. *L. infelix* — Kinberg *in* : *Öfv. Ak. Förh.*, v. 23, p. 98.
 ? 1872. *L. americanus* — E. Perrier, *in* : *N. Arch. Mus.*, Paris, v. 8, p. 44, t. I, f. 6-8.
 1889. *L. (L.) terrestris* + *L. (L.) herculeus*, — L. Vaillant, *Hist. nat. Annel.*, v. 31, p. 121, 123, t. XXI, f. 2, 3.
 1896. *L. studeri* — Ribaucourt *in* : *Rev. Suisse Zool.*, v. 4, p. 5, t. I, f. 7.

L. festivus (Sav.)

1826. *Enterion festum* — Savigny *in* : *Mém. Ac. France*, v. 5, *Hist. Ac.*, p. 180.
 1837. *Lumbricus festivus* — Ant. Dugès *in* : *Ann. Sc. nat. sér.*, 2, v. 8, p. 17, 21, t. I, f. 6.
 1889. *L. (L.) f.* — L. Vaillant, *Hist. nat. Annel.*, v. 31, p. 125.
 1893. *L. f.* — Rosa *in* : *Mem. Acc. Tornio*, ser. 2, v. 34, p. 422.
 1836. *L. omilurus, Omilurus? rubescens* — (J. Templeton, *in* : *M. S.*)
 R. Templeton *in* : *Mag. nat. Hist.*, v. 9, p. 235.
 1891. *Lumbricus r.* — Friend *in* : *Nature*, v. 44, p. 273.
 1892. *L. r.* — Friend *in* : *J. Linn. Soc.*, v. 34, p. 305, t. XXI, f. 12.

Lumbricidarum species incerti generis.

Lumbricus gigas Ant. Dugès L. Vaill.

1828. *L. g.* — Ant. Dugès *in* : *Ann. Sci. nat.*, v. 15, p. 289, 290, t. VIII, f. 1, t. IX 9, f. 1.
 1837. *L. g.* — Ant. Dugès *in* : *Ann. Sci. nat.*, sér. 2, v. 8, p. 17, t. I, f. 1-11.
 1889. *L. (Allolobophora) g.* — L. Vaillant, *Hist. nat. Annel.*, v. 31, p. 130.
 1885. *Allolobophora, g.* — Örley *in* : *Ertek. T., Magyar Ak.*, v. 15, nr. 48, p. 25.
 1893. [(A.?)] *g.* — (part.), Rosa *in* *Acc. Torino*, sér. 2, v. 43, p. 424, 450.

I

DE LA RESPIRATION CUTANÉE CHEZ LE LOMBRIC.

Il suffit pour constater la respiration cutanée et pour démontrer qu'elle n'est pas le seul mode de respiration du Lombric de pratiquer une expérience des plus simples en principe, mais des plus délicates en pratique.

Soit deux Lombrics de même espèce et de même grosseur, par exemple de l'espèce *Helodrilus trapezoides*; on les met l'un complètement dans l'eau additionnée d'eau de chaux, l'autre est plongé dans la même solution de telle façon que les deux extrémités étant maintenues au dehors, la bouche et l'anus ne baignent pas; au bout d'un certain temps, une heure par exemple, on peut voir que l'eau de chaux est troublée dans les deux cuves, mais inégalement; la première est plus troublée que la seconde, donc :

1^o *Il y a respiration cutanée* puisque l'eau de chaux est troublée par la présence d'un Lombric la bouche et l'anus étant maintenus au-dessus du niveau de l'eau.

2^o *Cette respiration cutanée n'est pas le seul mode respiratoire* du Lombric puisque l'eau de chaux est troublée visiblement davantage lorsque le Lombric y est plongé tout entier.

Les résultats obtenus sont de la plus grande netteté; mais pour y parvenir, nous avons dû vaincre deux difficultés : la première est que l'eau de chaux intoxique rapidement les Lombrics; la deuxième vient des mouvements mêmes des vers qu'il est impossible de maintenir dans la position désirable, c'est-à-dire plongés complètement dans la solution sauf la bouche et l'anus.

On peut cependant par tâtonnements arriver à verser l'eau de chaux goutte à goutte, de loin en loin, également dans les deux cuves de façon à éviter l'intoxication (les cuves que nous avons employées sont des cuves en verre à histologie aplaties d'avant en arrière).

Quant aux mouvements des vers on ne peut les vaincre que par l'anesthésie. J'avais espéré un moment les immobiliser à l'aide de trois fils, l'un retenant le milieu du corps à un liège fixé au fond de la cuve, et les deux autres traversant à l'aide d'une aiguille les deuxièmes et avant-derniers segments et retenant les deux extrémités hors de l'eau. Mais les vers ne tardaient pas à se libérer, soit en se séparant par le milieu soit en sectionnant leurs extrémités à l'aide des fils qui les retenaient.

L'anesthésie par les vapeurs de chloroforme et d'éther est de trop courte durée pour permettre les expériences en question; d'autre part elle s'accompagne de phénomènes pathologiques trop violents (contractions extrêmes de tout le corps avec expulsion d'une notable quantité d'eau); l'animal, l'anesthésie obtenue, a perdu plus d'un tiers de son poids, il est aplati, flasque.

Nous préférons de beaucoup l'anesthésie par l'alcool : soit par les vapeurs d'alcool, mais l'anesthésie est longue à obtenir, soit par le procédé suivant : on met le Lombric dans un verre conique à expérience de 150 à 200 centimètres cubes d'eau et on verse avec précaution 10 grammes d'alcool à 90° à la surface, l'alcool diffuse peu à peu dans l'eau et au bout de quelques minutes le Lombric cesse de se mouvoir; on attend encore une minute ou deux, et on obtient ainsi une anesthésie durable sans phénomènes de contraction. C'est de beaucoup le mode d'anesthésie qui nous a donné les meilleurs résultats.

Dans les premiers temps de nos recherches, nous avons employé un mode d'anesthésie donnant des résultats analogues, mais beaucoup plus lents à se produire; il consistait, le Lombric étant dans un verre à expérience au tiers rempli d'eau, à fumer au-dessus de cette eau en couvrant le verre après chaque bouffée : la nicotine pénétrant peu à peu produit une anesthésie lente et progressive, même beaucoup trop lente à notre avis. On peut faciliter la dissolution de la nicotine, et par suite activer l'anesthésie, en laissant le verre à expérience constamment couvert, et en expirant de l'air aussi chargé de fumée que possible par un tube introduit jusque dans l'eau par le bec du récipient.

Nous insistons à dessein sur ces différents procédés d'anesthésie,

parce qu'au cours de cette étude, nous avons eu beaucoup à nous en servir, tant au cours d'expériences physiologiques que de vivisections.

On prend donc deux *Lombrics* anesthésiés comme nous l'avons indiqué, on plonge l'un complètement dans l'eau, l'autre est retenu par trois fils, la bouche et l'anus hors de l'eau.

On ajoute alors l'eau de chaux goutte à goutte; l'inconvénient vient de ce qu'il est difficile de doser l'eau de chaux, l'anesthésie

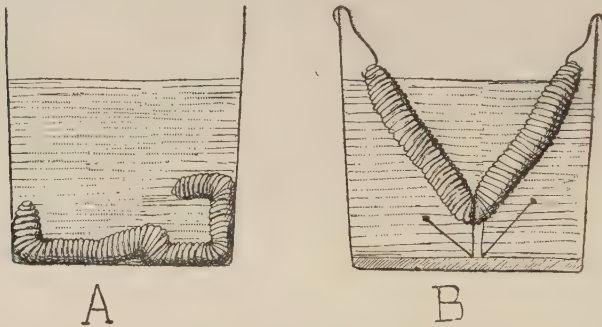


Fig. 1. — Expérience préliminaire — Figure indiquant la position des vers dans l'eau additionnée d'eau de chaux. — A, complètement immergé; B, tête et anus hors de l'eau; — le CO^2Ca formé en A est toujours plus abondant que celui formé en B.

ne permettant pas de suivre, en observant les mouvements, les effets du toxique; le mieux est d'avoir à côté un ver non anesthésié témoin à qui l'on fait subir le même traitement; d'ailleurs le ver anesthésié supporte mieux l'eau de chaux que l'autre. Il faut naturellement que les vers anesthésiés soient susceptibles de retrouver leurs mouvements lorsque l'anesthésie aura cessé, l'expérience ne pouvant sans cela avoir aucune valeur.

Nous n'avons point l'idée de donner à une expérience ainsi conçue une valeur démonstrative absolue, mais nous la considérons comme une précieuse indication, ce qu'elle a été pour nous du reste. D'ailleurs plusieurs expériences semblables nous ont donné des chiffres concordants :

1^{re} expérience.

	Quantité de CO ² Ca formé dans un même temps.
a) 100 cmc. d'eau témoins.....	0 gr. 0017
b) 100 cmc. avec 3 Lombrics pesant 13 grammes, tête et anus hors de l'eau.....	0 — 0032
c) 100 cmc. d'eau avec 3 Lombrics pesant 11 grammes, totalement immergés.....	0 — 0068

2^e expérience.

	Quantité de CO ² dégagé par traitement du filtre par les acides.
a) 100 cmc. d'eau témoins.....	0 cmc. 11
b) 100 cmc. d'eau avec 3 Lombrics pesant 14 gr. 5, émergeant tête et anus.....	0 — 32
c) 100 cmc. d'eau avec 3 Lombrics pesant 13 gr., totalement immergés.....	0 — 45

3^e expérience

a) 100 cmc. d'eau témoins.....	0 cmc. 09
b) 100 cmc. d'eau avec 5 Lombrics pesant 29 gr. tête et queue émergeant.....	0 — 51
c) 100 cmc. d'eau avec 5 Lombrics, pesant 27 gr. totalement immergés.....	0 — 86

Il suffit d'ailleurs, à notre avis, d'étudier la structure des téguments d'un Lombric, pour être persuadé de l'impossibilité d'une respiration uniquement cutanée.

Les Lombrics sont en fait des animaux aquatiques au même titre que les vers des sables du littoral, au même titre que tous les animaux qui respirent dans la vase. Ils vivent ordinairement dans la terre humide, mais ils s'accommodent très bien de l'eau limpide, où je les ai conservés des mois entiers. Il est vrai qu'ils périssent dans la terre trop humide, mais cela sans doute parce que la terre rendue compacte ne permet plus le renouvellement de l'air de respiration, ce qui est démontré du reste par ce fait qu'ils viennent périr à la surface.

D'autre part ils fuient systématiquement la sécheresse. Dès qu'il n'est plus tombé d'eau depuis quelques jours, ils s'enfoncent très avant dans la terre, jusqu'à la terre humide, traversant s'il est nécessaire des couches de glaise compacte. Mais il suffit, pour les faire remonter à la surface en un endroit déterminé, d'arroser convenablement cet endroit.

Dans la terre sèche ou à l'air ils périssent en quelques heures.

Pour se préserver quelques temps de la sécheresse à laquelle leur genre de vie les expose constamment, ils peuvent sécréter en grande abondance une substance visqueuse¹.

Mais lorsque la sécheresse se prolonge cette sécrétion ne fait qu'accélérer leur dessiccation.

Cette sécrétion visqueuse, que l'on rencontre chez beaucoup d'animaux à respiration cutanée importante, est bien un moyen de lutter contre la sécheresse, car dans l'air très humide ils peuvent la résorber.

Donc les « vers de terre », ne pouvant vivre que dans la terre humide, s'accommodent très bien du régime purement aquatique et, périssant à la moindre sécheresse, doivent être considérés, au point de vue respiratoire, comme des animaux aquatiques.

Les animaux des groupes voisins aquatiques comme eux, possèdent des branchies externes dont nous retrouvons la trace chez les types primitifs des Oligochètes.

Ces branchies externes nécessairement fragiles, du fait de leur fonction, ne sauraient évidemment persister chez des animaux qui perforent le sol en tous sens et subissent des perpétuels frottements.

Or, si nous trouvons les branchies externes chez les groupes voisins aquatiques, il semble nécessaire que, chez les vers, ces organes soient remplacés par d'autres à même fonction; car : 1° la respiration s'effectue nécessairement plus difficilement dans le sol que dans l'eau; 2° les téguments des vers ne semblent pas plus

1. Par un temps sec, un ver déposé sur un rocher y laisse en s'échappant une trainée de substance visqueuse telle que celle-ci peut être le point de départ de la végétation sur ce rocher nu, en retenant des spores de lichen (phénomène observé). Voir Utilité des vers de terre en Agriculture, E. de Ribaucourt et André Combault, *Journal d'Agriculture*, octobre 06.

différenciés en vue de la respiration; 3° ces téguments ne sont pas plus capillarisés.

La respiration s'effectue plus difficilement dans le sol que dans l'eau : 1° parce que l'eau du sol est moins riche en oxygène, plus chargée d'anhydride carbonique; 2° parce que la quantité d'eau, et par suite la quantité de gaz dissous mise momentanément à la disposition de l'animal, est relativement minime et difficilement renouvelée.

Les téguments ne semblent pas différenciés en vue de la respiration. En effet, chez les animaux à respiration cutanée intense comme la grenouille nous trouvons un épithélium très mince formé de cellules aplaties.

Chez le Lombric, au contraire, l'épiderme est des plus complexe. Dans leur ensemble les cellules sont six, huit, dix fois plus hautes que larges. Elles reposent sur une basale très nette que nous n'avons point trouvée signalée chez les auteurs. L'épiderme est recouvert d'une cuticule très épaisse, très avide de colorants et notamment d'hématoxyline.

Les éléments constituant cet épiderme ont été jusqu'ici insuffisamment étudiés. On y rencontre :

1° Des cellules de soutien. Elles sont de deux sortes.

Les unes sont fusiformes, claires, avec un noyau généralement situé vers le milieu de la cellule.

Les autres sont très étroites, striées longitudinalement et légèrement renflées au niveau du noyau. Les noyaux sont situés à tous les niveaux et s'imbriquent légèrement.

2° Des cellules glandulaires. Elles sont aussi de deux sortes. Les unes contiennent un mucus clair à grosses mailles prenant mal les colorants.

Les autres contiennent un mucus à petites mailles contenant des granulations au contraire très chromophiles fixant notamment l'hématéine. Certains auteurs les ont décrites comme des gouttelettes graisseuses parce qu'elles fixent l'acide osmique.

Ces cellules glandulaires présentent l'aspect caliciforme avec une sorte de pédicule qui descend jusqu'à la basale.

La gouttelette de mucus s'étend quelquefois jusqu'à la basale,

aplatissant la partie nucléaire. Dans d'autres cellules la gouttelette très petite reste au voisinage de la cuticule coiffée d'un calice protoplasmique triangulaire prolongé par un très long pédicule.

L'extrémité externe des cellules muqueuses est marquée dans la cuticule par un orifice circulaire très visible.

3° Des éléments nerveux : éléments nerveux proprement dits et éléments tactiles.

4° Des éléments non encore signalés, représentés dans la fig. 2 et que nous considérons comme des cellules myo-épithéliales.

Les éléments tactiles sont des cellules bi-polaires terminées d'un

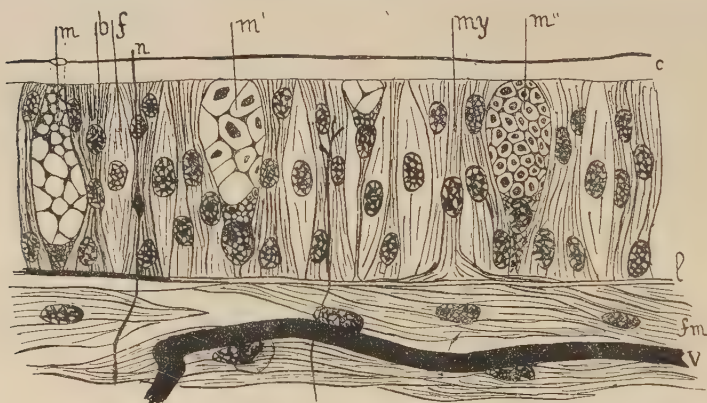


Fig. 2. — Histologie de l'épiderme. — *m m'*, cellule muqueuse claire; *m''*, avec granulations chromophiles; *b*, cellules de soutien bipolaires; *f*, cellules fusiforme; *my* cellule myo-épithéliale; *n*, élément nerveux; *c*, cuticule; *fm*, fibres musculaires; *l*, membrane basale; *v*, petit vaisseau sous-cutané.

côté par un faisceau de bâtonnets faisant saillie à travers la cuticule et de l'autre par des ramifications en rapport avec des cellules nerveuses, très petites, situées sous l'épiderme.

Cet épithélium palissadique, à cellules très hautes, très différenciées, nous apparaît comme inapte à une respiration cutanée intense; l'épaisseur de la cuticule vient encore s'opposer aux échanges gazeux.

Cette cuticule de nature chitineuse est très résistante. Nous l'avons étudiée suivant le procédé indiqué par M. de Ribaucourt : fixation des téguments dans l'alcool à 90°, macération de plusieurs mois dans l'alcool à 30°. La cuticule alors facilement détachée de

l'épiderme et convenablement lavée peut être colorée différemment. M. de Ribaucourt conseille : quarante-huit heures dans une solution aqueuse de violet de gentiane à 5 p. 100, puis trois minutes dans la liqueur de Gramm. Une simple coloration à l'hématéine donne des résultats suffisants.

On observe deux sortes de lignes, les unes facilement visibles, les autres visibles seulement à l'immersion, toutes parallèles les unes aux autres suivant deux directions; de telle sorte que ces



Fig. 3. — Régions respiratoires des téguments; vues au travers de la cuticule, objectif n° 4; stries de la cuticule et capillaires.

lignes dessinent deux sortes de losanges : les uns très grands, très visibles, découpés en losanges plus petits par les stries moins apparentes. Aux entrecroisements des grosses stries on peut voir l'ouverture des cellules à mucus.

D'ailleurs la peau ne semble pas spécialement vascularisée pour l'hématose. Certes les injections vasculaires montrent sous la peau un assez riche lacis de vaisseaux. Mais ces vaisseaux sont destinés plutôt à la forte musculature sous-tégumentaire.

Enfin certaines régions des téguments semblent par contre tout spécialement différenciées pour être le siège d'échanges gazeux. Ces régions sont situées latéralement par paires, dans les 10^e, 11^e, 12^e, 13^e segments et quelquefois dans le 9^e, selon que l'animal possède

six ou sept paires de cœurs latéraux (naturellement chez *Helodrilus trapezoides*). Il est à remarquer que ces « régions respiratoires » des téguments occupent les segments où l'on trouve des cœurs latéraux.

Jacquet avait déjà remarqué ces régions : « Sur un ver bien injecté, dit-il, la peau prend la couleur de la masse à injection » tant les vaisseaux viennent « se diviser et se subdiviser, pour former un lacis vasculaire compact *assurant au sang venant subir l'hématose, une large surface en contact avec l'air atmosphérique* ». Ce sont là en effet de véritables capillaires sous-cutanés et non plus comme sur le reste des téguments un réseau de petits vaisseaux fournissant à la fois des capillaires à la peau et aux muscles.

Harrington insiste bien sur le rôle respiratoire de ces zones. Mais il ne remarque pas la structure spéciale de la peau dans ces régions ; structure spéciale qui met en valeur la critique que nous adressions à la théorie de la respiration uniquement cutanée, critique basée sur la structure même de la peau.

En effet, au niveau de ces régions respiratoires, comme du reste au niveau des courtes zones annulaires qui séparent deux segments consécutifs, la cuticule s'amincit considérablement ; les cellules épidermiques, normalement six et sept fois plus hautes que larges, diminuent jusqu'à devenir cubiques et même aplaties, en même temps que les cellules nerveuses et les cellules de soutien disparaissent et que les cellules glandulaires diminuent de beaucoup en nombre (contrairement à ce qui a lieu pour les zones intersegmentaires où les cellules glandulaires augmentent).

Nous décrirons plus loin la circulation de ces zones respiratoires sur lesquelles nous aurons à revenir.

II

RECHERCHE D'ORGANES DE RESPIRATION INTERNE.

Ayant constaté, comme il a été dit plus haut, que la respiration cutanée n'était point le seul mode d'échange gazeux, nous avons recherché quels pouvaient être les autres organes de la respiration et naturellement nos recherches ont porté sur la partie initiale et la partie terminale du tube digestif.

Notre attention a tout de suite été attirée sur les organes péri-œsophagiens connus sous le nom de glandes calcifères ou glandes de Morren.

En dehors de toute démonstration, nous tenons à indiquer quelles sont les raisons qui nous ont fait soupçonner la possibilité du rôle respiratoire de ces organes.

1° Tout d'abord M. de Ribaucourt avait attiré notre attention sur ces organes. Il s'étonnait, en effet, que les vers puissent vivre à de très grandes profondeurs dans des galeries argileuses imperméables sans être intoxiqués par l'anhydride carbonique qui résulte nécessairement du fait de leur respiration ; et il se demandait si les glandes de Morren n'avaient pas justement un rôle de défense contre cette intoxication et si leur fonction n'était pas de fixer le CO_2 à l'état de CO_3Ca , suivant un processus qu'il n'avait du reste jamais cherché à approfondir.

2° La situation toute spéciale de ces glandes, dont le rôle digestif nous apparaissait des plus discutable, que l'on considère la glande elle-même ou le produit sécrété.

3° Leur analogie de position avec les glandes œsophagiennes des Syllidiens, « glandes en T » toujours remplies d'air et considérées comme ayant un rôle respiratoire.

4° La circulation de la région, qui montre que tout le sang de l'organisme ou sa presque totalité traverse cet organe.

5° L'aspect tout spécial des coupes de l'œsophage au niveau des

glandes de Morren — nous avons fait des coupes par congélation de pièces fixées huit jours dans le liquide de Bouin. — Leur aspect est tel qu'ayant montré ces coupes à des histologistes sans leur donner aucun renseignement sur la provenance, ils prononcèrent tous le nom de « branchies ». — Nous reviendrons d'ailleurs longuement sur ce sujet (Voir fig. 8 et 14).

Evidemment nos premières recherches ont porté sur la physiologie de ces organes. Elles nous amenèrent bientôt à considérer les

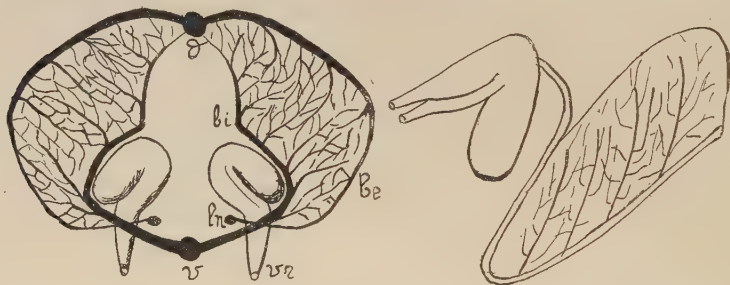


Fig. 4. — Les branchies internes de Dugès. — *d*, vaisseau dorsal; *v*, vaisseau ventral; *ln* latéro-nervien; *bi*, vaisseau branchial interne; *be*, vaisseau branchial externe; *vr*, vésicule respiratoire.

« glandes de Morren » comme un appareil branchial péricsophagien. Mais il nous semble préférable, pour la clarté de notre exposé, d'étudier cet organe dans un ordre logique, c'est-à-dire d'en décrire successivement l'anatomie, l'histologie, l'embryogénie, l'anatomie comparée; réservant pour la fin de notre étude la physiologie, qui exige d'être précédée de quelques données sur la circulation générale des Lombrics et spécialement de la région des glandes calcifères.

Nous tenons à insister sur une page de Dugès, publiée en 1837 dans les *Annales des sciences naturelles* au cours d'un article intitulé : « Nouvelles observations sur la zoologie et la nature des Annélides à branchies sétigères ».

« Un point que nous croyons avoir le plus complètement éclairci, affirme Dugès, est celui de la respiration », et il décrit dans chaque segment une paire de « branchies » qui, dit-il, a été jusqu'ici (1837) confondue par Léo et Morren avec la « vésicule intestinforme » (organes segmentaires).

« Cette expansion blanchâtre, élargie vers le dos, formant avec sa congénère une cloison transversale très incomplète, flottant dans la cavité de chaque anneau entre les deux cloisons charnues qui le séparent du voisin, se trouve ainsi baignée par l'eau qui remplit toujours cette cavité et qui sort par le pore dorsal conjointement à l'humeur colorée que sécrète sans doute le foie. »

Dugès en décrit la circulation et en donne les figures ci-jointes. Il conclut : « Il résulte de tout cela que les *Lumbrics* ne respirent l'air que par la peau et que par leurs *branchies internes* et leurs vésicules(?) ils ne respirent que l'air dissous dans l'eau ». « Ce sont des détails que je donne pour certains et positifs », ajoute Dugès.

Les recherches de Dugès portent sur le *Lumbricus gigas*, espèce vivant dans le Midi et que nous n'avons pu nous procurer. Nous n'avons rien pu trouver de semblable dans les espèces indigènes et nous n'avons pas pu homologuer, les organes segmentaires exceptés, les expansions « branchiales » auxquelles Dugès fait allusion. La description qu'il donne de la circulation nous fait penser aux dissépiments; mais Dugès les décrit ailleurs d'une façon trop détaillée pour que nous puissions admettre une erreur de sa part; peut-être fait-il allusion à un méso sous-tendu par les organes segmentaires. Nous n'aurions d'ailleurs pas attaché d'autre importance à cette description de Dugès si nous n'avions été frappés par l'analogie des conclusions d'ailleurs erronées de cet auteur avec les nôtres.

III

ANATOMIE DES « GLANDES DE MORREN ».

1° *Historique.* — Sans tenir compte de l'allusion faite par Dugès en 1814 aux branchies internes du *Lumbricus gigas* d'Australie, les « glandes calcifères » ont été signalées par Julius Leo en 1820 (*Dissertatio inauguralis de structura Lumbrici terrestris*), il a plutôt mis en évidence la présence de « corpuscules calcaires » dont, dit-il, le rôle lui échappe, que de glandes calcifères proprement dites. Morren, en 1826, a bien établi les connexions de ces corpuscules et des « glandes qui les produisent avec l'œsophage ».

Lankester, en 1865, a décrit le premier la paire d'orifices antérieurs assurant la communication entre l'œsophage et la « première paire de glandes ».

Claparède, en 1869, confirme ce résultat.

M. Edmond Perrier, en 1872, donne le nom de glandes de Morren à ces glandes calcifères, nom qu'elles ont conservé jusqu'à aujourd'hui.

Les travaux de M. Ed. Perrier ont été repris par Darwin en 1881.

En outre Beddard signale en 1894, chez *Endriloïdes Finni* et chez *Stuhlmannia variabilis* des glandes calcifères d'aspect spécial sur lesquelles nous aurons à revenir.

Enfin Harrington, en 1899, et M. de Ribaucourt, en 1900, firent des travaux beaucoup plus importants, d'autant plus intéressants que les travaux d'Harrington ont été publiés après ceux de M. de Ribaucourt qui déjà en 1899 avait annoncé les principaux points de son travail dans une note à l'Académie des Sciences. Ces deux auteurs ont donc travaillé simultanément en ignorant leurs travaux. Et leurs conclusions, très différentes dans la forme et s'approchant beaucoup au fond, sont des plus intéressantes à comparer.

Au point de vue anatomique le travail d'Harrington est certainement moins approfondi que celui de M. de Ribaucourt, tandis qu'il

est très étendu comme nous le verrons au point de vue de l'histologie proprement dite et de la physiologie.

Malheureusement le travail d'Harrington est un travail inachevé. C'est un amas de notes des plus intéressantes mais non coordonnées. On y trouve des contradictions surprenantes inexplicables. En effet, Harrington est mort le 26 juillet 1899 à Atbara, au cours d'une mission zoologique au Soudan; son travail n'était ni achevé, ni corrigé. Mais nous avons l'intime conviction que, au point de vue morphologique, il aurait pu fournir un travail définitif, s'il n'avait pas été interrompu par la mort.

Les nouvelles notions apportées par ces deux auteurs tiennent à ce que simultanément ils utilisèrent une nouvelle méthode d'investigation. Avant eux, sauf Lankester, qui traita de l'histologie des Lombrics, tous ceux qui contribuèrent à l'étude de l'anatomie des vers de terre procédèrent par dissection.

Aussi furent-ils amenés à considérer avant tout, dans les glandes calcifères, les saillies externes. De là, dans le traité de M. Edmond Perrier, tout un long chapitre consacré à l'étude des variations de nombre et de disposition des glandes de Morren paires ou impaires.

Harrington et M. de Ribaucourt changèrent de méthode. « Je me suis convaincu, dit M. de Ribaucourt, que la dissection ne me donnerait que de mauvais résultats, les observations étant très délicates, je me suis décidé à faire des coupes épaisses macroscopiques... »

C'est en effet cette méthode de coupes que nous avons nous-même surtout employée, et nous avons reconstitué les organes à l'aide de coupes en séries épaisses, et par conséquent grossières mais rapides.

2° *Dissection*. — La dissection la plus intéressante consiste dans une vivisection d'un ver anesthésié, dans l'eau salée physiologique : on ouvre le ver par la face dorsale, suivant une incision reportée un peu latéralement pour ne pas blesser le vaisseau dorsal médian. On rabat légèrement les téguments. Il faut alors des précautions infinies pour mener à bien l'opération.

La région baigne littéralement dans la masse des vésicules sémi-

nales, et il faut dans cette petite région, avec une pince et une aiguille à dissection, déchiqueter à la loupe les vésicules séminales et extraire les organes strictement comme on dissèque un plexus nerveux perdu dans une masse de graisse. Opération des plus délicates, les organes étant des plus friables.

On obtient alors une préparation semblable à la figure 5.

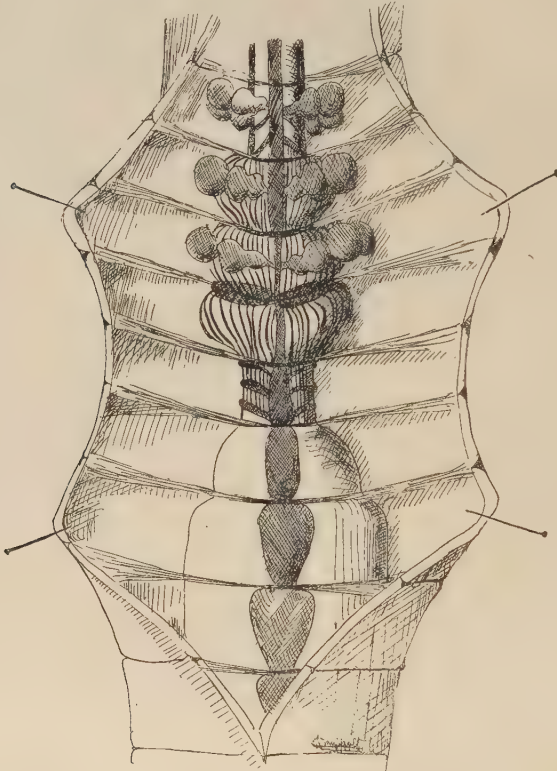


Fig. 5. — Dissection de l'organe de Morren.

Si on a eu soin de ne pas trop écarter les téguments on peut voir intacts les dissépiments qui vont de la paroi du corps au tube digestif; on remarque facilement qu'au niveau des « glandes de Morren », c'est-à-dire au niveau des 11^e, 12^e, 13^e et 14^e segments, l'insertion des dissépiments sur le tube digestif est postérieure à leur insertion sur les parois du corps; ils ont donc une disposition légèrement oblique d'avant en arrière et de dehors en dedans.

L'œsophage semble jusque-là d'un calibre à peu près régulier; mais dans les 11^e, 12^e et 13^e segments il présente latéralement trois dilations correspondant aux trois paires de glandes de Morren; il devient régulier dans le 14^e puis se dilate pour former le jabot et le gésier.

On voit courir sur le gésier et le jabot le vaisseau dorsal moniliforme; au niveau du 14^e segment cet important vaisseau diminue considérablement de volume, tout le sang qu'il charrie passant par les glandes de Morren; à l'extrémité antérieure de ces glandes, son volume augmente de nouveau sensiblement; en avant du 12^e segment (y compris) de gros cœurs moniliformes partent de ce vaisseau au nombre de 1 paire par segments et contournent l'œsophage; de chaque côté entre les cœurs et l'œsophage cheminent deux vaisseaux latéraux importants.

On voit nettement les dilations des glandes de Morren bourrées de cristaux blanchâtres, mais ces cristaux sont recouverts d'une nappe de sang des plus apparente.

Or la couche musculaire qui entoure l'organe de Morren est douée de deux sortes de mouvements différents, opposés. Les uns sont des contractions péristaltiques allant d'avant en arrière, ils sont assez lents, se reproduisent irrégulièrement; ils sont toujours précédés de contractions de même sens de la partie antérieure de l'œsophage; ils sont visiblement liés à la déglutition.

Les autres, beaucoup plus fréquents et rapides, sont des mouvements péristaltiques allant d'arrière en avant.

Cette contraction ne semble pas avoir pour but de chasser les cristaux vers l'avant comme le croyait Harrington. Evidemment elle a nécessairement ce résultat. Mais elle semble plutôt liée à la circulation et à la respiration.

En effet l'onde sanguine vient du vaisseau dorsal qui, par une contraction péristaltique d'arrière en avant, envoie le sang dans les « glandes de Morren » : elles apparaissent alors plus gorgées de sang, leur paroi est d'un rose plus foncé; mais aussitôt survient une contraction péristaltique de ces « glandes » qui chasse le sang vers l'avant. Pendant cette contraction les « glandes » semblent com-

plètement vidées du sang qu'elles contenaient, les parois roses sont devenues complètement blanches.

Enfin la contraction des « glandes » est bientôt suivie de la contraction successive d'arrière en avant, mais presque simultanée de tous les cœurs.

Cette contraction isochrone des autres mouvements circulatoires est nécessairement liée à la circulation du sang et les « glandes de Morren » se conduisent comme un véritable cœur.

Si maintenant on sectionne l'œsophage, suivant la ligne médiane dorsale, on constate que le calibre de l'œsophage est considérablement réduit au niveau des « glandes de Morren ».

On se rend bien compte de ce rétrécissement lorsque l'on pratique le cathétérisme de l'œsophage d'un « *trapezoïdes* » anesthésié.



Fig. 6. — Catheter pour mettre en évidence l'existence d'une chambre œsophagienne en avant de l'organe de Morren et d'un rétrécissement au niveau de cet organe.

Nous nous sommes servi comme catheter de la partie effilée d'un tube de verre tiré à la lampe, nous avons formé à l'extrémité une petite boule d'environ un millimètre de diamètre. Il est difficile de faire pénétrer ce fragile catheter, à cause de la résistance opposée à l'entrée du canal, par le muscle pharyngien ; on est souvent obligé de dilater ce premier rétrécissement par des boules, plus petites.

Ce premier rétrécissement franchi on sent le catheter circuler librement du 5^e au 10^e segment environ, puis on se butte à un rétrécissement s'étendant jusqu'au 14^e segment. Ce rétrécissement, souvent impossible à franchir, correspond aux « glandes de Morren ».

Il existe donc une chambre péri œsophagienne comprise entre le muscle pharyngien et les « glandes de Morren ».

La section médiane de l'œsophage permet encore de constater sur la face interne :

1^o Des saillies internes correspondant aux saillies externes mais cependant beaucoup moins sensibles, séparées par des sillons beaucoup moins profonds.

2° Une nappe sanguine tapissant la paroi interne de ces « glandes », semblable à celles que nous avons remarqué sur la paroi externe, mais cependant plus visible et plus nettement striée longitudinalement.

3° Les orifices, ils sont au nombre de deux paires, l'une dans le 11^e, l'autre dans le 14^e segment.

La première paire, décrite par Lankester, est très visible. Elle constitue bien pour « les glandes de Morren » un « canal excréteur, car on peut voir fréquemment des cristaux de CO_3Ca engagés dans cet orifice; mais l'ouverture visible n'est pas en rapport avec la glande mais avec un infundibulum œsophagien décrit par M. de Ribaucourt sous le nom de diverticule de Perrier.

La deuxième paire d'orifices signalée par Harrington n'est visible ni à l'œil, ni à la loupe. Nous ajoutons que nous n'avons pu la délimiter nettement que sur les coupes en série; on ne peut la voir qu'au microscope à dissection, mais sur une simple vivisection on se rend très bien compte de son existence à l'œil nu et mieux à la loupe par la fine trainée de liquide trouble qui s'en échappe.

3° *Morphologie interne.* — Lorsqu'on étudie les « glandes de Morren » sur une telle dissection, on est naturellement amené à conclure qu'il existe autant de glandes que de saillies externes et internes. De là, cette longue étude d'anatomie comparée du livre de M. Edmond Perrier décrivant pour chaque espèce le nombre des glandes paires et impaires.

Cependant si l'on compte 3 paires de saillies on ne compte que 2 orifices externes.

Mais si on étudie des coupes à un faible grossissement on se fait vite de l'organe une tout autre conception.

Une coupe longitudinale montre très nettement qu'il n'existe pas un certain nombre de glandes, séparées par du tissu conjonctif, par exemple, mais bien un seul et même organe qui s'étend bien en arrière de la 3^e saillie dans l'épaisseur de l'œsophage.

M. de Ribaucourt s'était bien rendu compte de ce fait, mais dans son interprétation il n'a pas cru devoir détruire la description classique de 3 paires de glandes; il en décrivit une 4^e paire postérieure « entourant comme un manchon le tube digestif. Les follicules lon-

gitudinaux, dit-il, communiquent avec ceux de la glande antérieure et reçoivent sur leur parcours ceux des glandes moyennes II et III ».

Aussi, pour M. de Ribaucourt, il y a dans les segments 12, 13, 14, une paire de glandes antéro-postérieure IV dans laquelle se déversent

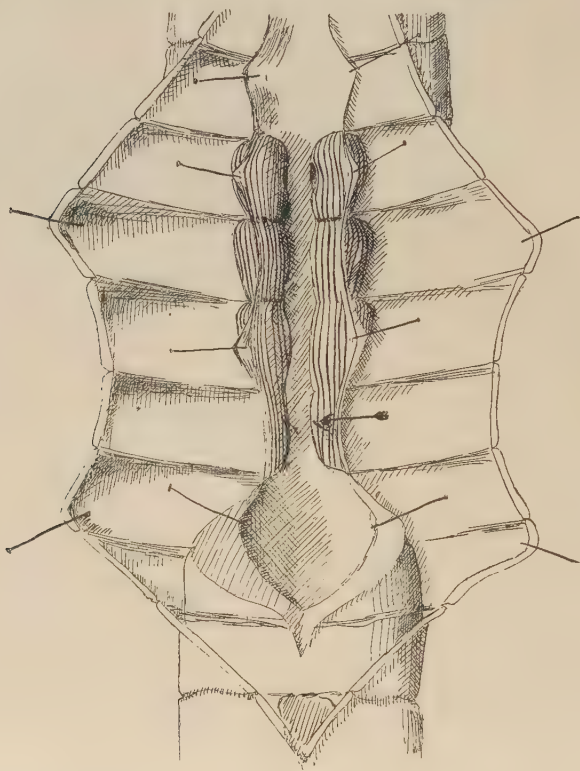


Fig. 7. — Dissection montrant l'œsophage ouvert au niveau de l'organe de Morren; la flèche indique la traînée de fin grain qui s'échappe par l'orifice postérieur de l'organe de Morren dans le 14^e segment.

les glandes (paires II et III) des segments 12 et 13 et qui elle-même se jette dans la 1^{re} paire de glandes (11^e segment) :

Cette description fort ingénieuse, conforme en fait à la réalité, nous paraît illogique. Rien ne permet de distinguer 4 paires de glandes : on ne rencontre ni orifices, ni canaux excréteurs, ni enveloppe de tissu conjonctif. M. de Ribaucourt pour conserver la division classique est obligé d'imaginer que les glandes communiquent les unes avec les autres « follicules à follicules ».

Or si les « follicules » des diverses glandes se pénètrent si intimement, comment admettre qu'il y ait des organes différents. Il n'y a qu'un seul et même organe entourant complètement l'œsophage comme un fourreau. La description en différentes paires de glandes ne correspond qu'à une lobulation externe; cette lobulation sans signification morphologique est d'ailleurs très inconstante et son inconstance explique les variations signalées par M. Edmond Perrier dans le « nombre de ces glandes ». Ces variations se produisent souvent parmi les spécimens d'une même espèce. C'est

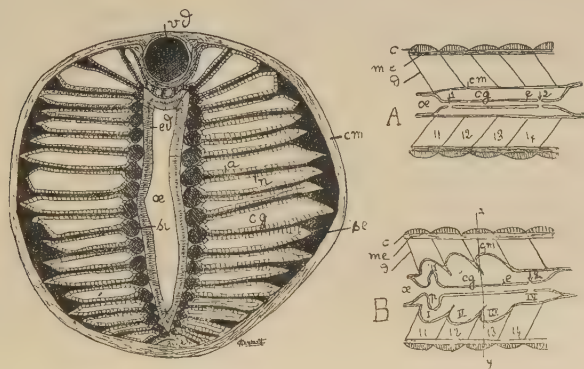


Fig. 8-I. — Coupe transversale d'une « glande de Morren » chez *Helodrilus trapezoides* très jeune. — œ, œsophage; cd, épithélium digestif; se, sinus sanguins externes; si, sinus sanguins internes; vd, vaisseau dorsal; n, nappe sanguine; a, assise cellulaire; cg, cavité glandulaire; cm, couche musculaire.

II. — Coupe schématique antéro-postérieure. — A, chez *Helodrilus* très jeune; B, chez *Helodrilus* adulte; c, cuticule; me, muscles externes; d, dissépinements, œ, œsophage; e, épithélium digestif; cg, cavité de la glande de Morren; cm, sa couche musculaire externe; 1 et 2, ses orifices.

ainsi que j'ai trouvé plusieurs *Helodrilus trapezoides* chez qui la 3^e paire de saillies manquait totalement.

L'ensemble des « glandes de Morren » se compose donc d'un seul organe entourant l'œsophage comme un manchon depuis le 11^e jusqu'au 14^e segment inclus. Il se compose essentiellement d'une cavité périœsophagienne ouverte aux deux bouts par une paire d'orifices la faisant communiquer avec l'œsophage et traversée par des lamelles parallèles.

La fig. 8 représente une coupe transversale passant par le 12^e segment d'un *Helodrilus* très jeune; mais, chez l'adulte, une

coupe passant par le 14^e segment a un aspect strictement analogue. C'est l'aspect le plus simple.

La cavité périœsophagienne est creusée dans le tissu conjonctif qui sépare l'épithélium œsophagien de la couche musculaire — on peut lui décrire une paroi externe et une paroi interne qui se réunissent en avant et en arrière.

La paroi externe est cylindrique, seulement déprimée par les vaisseaux.

La paroi interne au contraire dessine une fente verticale.

De sorte que la cavité dans son ensemble n'est pas annulaire mais présente nettement une partie droite et une partie gauche communiquant en haut et en bas. J'ai toujours observé la communication supérieure, mais la communication inférieure est souvent oblitérée par du tissu conjonctif. Cette cavité est occupée par des lamelles parallèles horizontales où il existe un système de lamelles parallèles à droite et un à gauche (en haut et en bas, les lamelles prennent une position oblique) et au-dessus de l'œsophage elles sont verticales.

Harrington décrit à tort une cavité annulaire et des lamelles rayonnantes « comme les palettes de la roue d'un moulin à eau ».

Ces lamelles mettent en communication les sinus sanguins externes et internes qui courent sur les parois de la cavité ; à chaque lamelle correspond de chaque côté un sinus et ces sinus s'étendent sur toute la longueur de l'organe.

Les lamelles se composent essentiellement de deux assises de cellules entre lesquelles circule une nappe de sang communiquant avec les sinus.

Les auteurs n'ont pas décrit la différence morphologique bien visible qui existe entre les sinus externes et les sinus internes : tandis que les sinus internes sont de coupe circulaire, bien réguliers, bien délimités, séparés par du tissu conjonctif constituant en quelque sorte de véritables vaisseaux longitudinaux ; les sinus externes sont de forme irrégulière, offrant vaguement en coupe l'aspect de triangles à base externe ; ils sont mal délimités et communiquent souvent les uns avec les autres.

Dans les segments 11, 12 et 13 la disposition se complique de

l'apparition de saillies. Ces saillies sont latérales; il en existe une paire dans chaque segment. Entre les segments au niveau de l'insertion des dissépiments, l'organe se trouve en quelque sorte étranglé. Ses dissépiments sont déjà à ce niveau légèrement obliques dirigés de dehors en dedans et d'avant en arrière. Or les saillies viennent s'appliquer contre la face postérieure des dissépiments, dirigées en avant.

Cette disposition explique comment M. de Ribaucourt faisant une coupe suivant *xy* a pu décrire 2 glandes latérales séparées de la



Fig. 9. — Coupe passant par l'insertion d'un dissépiment et pouvant faire croire à l'existence de plusieurs « glandes » séparées par du tissu conjonctif.

glande « antéro-postérieure » par du tissu conjonctif comme le représente la figure 9. Toute la portion qui apparaît sur la coupe comme séparée du reste de l'organe n'est donc par conséquent qu'un léger diverticule de la cavité branchiale; il n'y a pas à ce niveau 4 séries de sinus sanguins dont deux externes et deux internes. Les 3 séries externes de sinus qui apparaissent sur la coupe font en réalité partie de la même série de sinus sanguins externes qui, à ce niveau, par suite du diverticule formé par la cavité périsophagienne, décrivent des sortes d'S que la coupe rencontre en 3 endroits. Il y a d'ailleurs sur une seule coupe la preuve anatomique de cette disposition.

Nous avons signalé en effet les différences anatomiques qui existent entre les deux sinus, ces sinus externes étant de formes

très irrégulières, les sinus internes de formes arrondies. Or, on voit que les deux séries de sinus externes ont bien la forme irrégulière caractéristique. On remarque même que cette forme est plus irrégulière (plus disséquée) que dans les sinus externes normaux; car, tandis que dans les sinus externes normaux, le sang, lors des contractions péristaltiques d'arrière en avant, file avec facilité, au



Fig. 10. — Coupe montrant la transition entre les 2 précédentes figures et mettant en évidence l'unité homogène de l'organe de Morren.

contraire, dans ces diverticules, il s'accumule et par la pression de l'onde musculaire distend les parois qui le contiennent.

Dans une suite de coupes en série, il est nécessaire que l'une de ces coupes soit tangente à la courbe de l'S décrit par les sinus sanguins externes, et que par conséquent les deux sinus moyens se trouvent réunis en un seul.

C'est ce que met en évidence la figure 10.

Les deux orifices que nous avons vus à la partie antérieure de l'organe de Morren s'ouvrent dans deux diverticules du tube digestif que M. de Ribaucourt a nommés diverticulum de Perrier.

Ces diverticules sont des cavités de forme sphérique, qui occupent une place relativement considérable dans la portion de

l'organe de Morren qui appartient au 11^e segment, et de ce fait réduisent considérablement la largeur des lamelles.

Les lamelles occupent à ce niveau, les régions supérieures, inférieures et surtout externes au diverticulum de Perrier; il n'en existe jamais entre le diverticule et l'intestin, sauf quelquefois à la partie antérieure, tout à fait antérieure, de l'organe, lorsque le diverticulum de Perrier a lui-même presque entièrement disparu de la coupe.

Les cavités interlamellaires s'ouvrent dans les diverticules de Perrier.

Il est à noter que la quantité de sang qui circule dans les lamelles au niveau des diverticules est considérablement diminuée. En effet les sinus externes se sont diminués; les sinus internes se sont déjà en grande partie vidés dans les vaisseaux efférents.

IV

HISTOLOGIE.

Historique. — Nous ne connaissons pas de travaux histologiques un peu détaillés sur les glandes de Morren antérieurs à 1900. Jusque-là, les glandes de Morren sont *a priori* considérées comme des glandes digestives et par suite comme une invagination de l'endoderme œsophagien. Nous avons même trouvé chez quelques auteurs anglais des descriptions histologiques sommaires où les glandes de Morren sont décrites comme des glandes acineuses.

Déjà Beddard, au cours d'une étude sur les Eudrilidés, s'était refusé à admettre la « nature épithéliale » des glandes de Morren et voulait y voir des glandes vasculaires sanguines.

« La couche de péritoneum, dit-il, entourant l'œsophage paraît passer sans interruption dans le tissu de la glande. L'apparence de ce tissu fait songer plutôt à du tissu péritonéal qu'à des cellules épithéliales dérivées de l'intestin. »

M. E. de Ribaucourt a complété son intéressante étude anatomique par quelques aperçus histologiques et, entre autres, il a mis nettement en évidence la différence de structure qui existe entre le diverticulum de Perrier et le reste de l'organe de Morren.

Harrington a fait de l'histologie des glandes de Morren une étude très complète et très détaillée. Ses recherches ont particulièrement porté sur le *Lumbricus terrestris*, dont l'anatomie et l'histologie sont très voisines de celles de l'*Helodrilus trapezoides*.

Malheureusement Harrington a conduit ses travaux de telle façon qu'il a étudié la physiologie des « glandes calcifères » avant d'en étudier l'anatomie et l'histologie.

Les « glandes calcifères » étaient pour lui des glandes digestives dont la fonction n'était pas nettement déterminée. Il a voulu préciser cette fonction; et comme, ainsi que nous le verrons plus

loin, ses expériences le conduisirent à admettre que le rôle des « glandes calcifères » était de neutraliser les acides de l'humus, il est parti de cette conclusion pour diriger son étude histologique; et nous verrons à quelles conclusions l'a conduit cette méthode. Nous nous arrêterons à réfuter son travail, parce qu'il est le seul travail important en contradiction nette avec notre opinion.

Technique. — Il est tout d'abord nécessaire de bien exposer la technique spéciale qu'exige l'étude histologique des glandes de



Fig. 41. — Coupe montrant le tissu de l'organe de Morren détérioré par une fixation trop brusque dans les liquides acides.

Morren. On se heurte à une grande difficulté causée par la présence de cristaux de carbonate de chaux dans les cellules.

Les précédents auteurs avaient pris pour principe de faire vivre les vers un certain temps soit dans l'eau pure, soit dans le marc de café; et dans ce milieu privé de calcium les vers cessaient de produire CO^3Ca , mais il en reste toujours une notable proportion entre les lamelles. Il faut, pour détruire le carbonate de chaux, le traiter par les acides en employant l'un des trois moyens suivants : soit faire vivre le ver pendant quelque temps dans un milieu nettement acide; soit plonger les pièces avant de les fixer dans

l'alcool à 30° acidulé; soit enfin les fixer dans un fixateur acide, tel que par exemple le liquide formo-picrique de Bouin.

Mais alors il faut opérer avec beaucoup de précaution, parce que les cellules de l'organe de Morren sont toujours fortement incrustées de granulations calcaires qui, sous l'influence des acides, font effervescence en même temps que le dégagement gazeux éclate les cellules.

Après de très nombreux essais il nous a semblé que le meilleur procédé était le suivant :

Plonger les pièces dans le liquide de Bouin, étendu de dix parties d'eau salée à 7 p. 100, les laisser deux heures en contact, recommencer successivement avec du liquide de Bouin étendu seulement de 9, 8, 7, etc. parties d'eau salée. Nous avons même souvent, au début, employé des solutions beaucoup plus diluées. On obtient ainsi des pièces très bien fixées qui, montées dans la paraffine, se coupent très facilement et permettent l'emploi de tous les colorants. Il faut avoir soin, avant de monter dans la paraffine, d'enlever les débris siliceux qui peuvent se trouver dans l'intérieur de l'œsophage.

M. de Ribaucourt préférerait fixer dans l'alcool des vers ayant jeûné de calcaire. Cette méthode a l'inconvénient de laisser toujours persister quelques cristaux, et par suite de ne pas permettre de faire des coupes très fines et de bannir toute possibilité de l'emploi des colorants acides qui éclatent les cellules par effervescence. Aussi, conseille-t-il de n'employer que le carmin de Grenacher et de pratiquer des coupes épaisses.

Description. — Harrington, voyant dans l'organe de Morren une glande digestive, et ayant conclu à la vue de cellules en partie détruites par les colorants acides « que ces cellules sécrétaient par fonte cellulaire » employait la méthode suivante : il faisait vivre les vers dans un milieu acide « pour fatiguer les cellules et réaliser un stade d'épuisement », puis il remettait les vers dans leur milieu ordinaire.

L'acide avait par effervescence éclaté toutes les cellules qui, peu à peu se reconstruisaient.

Harrington observait cette reconstitution et croyait pouvoir

conclure à un mode de sécrétion qu'il résumait ainsi : « Des cellules venues du sang, passent dans le cytoplasme et se transforment dans d'autres éléments qui servent d'origine aux cristaux de calcaire dans la cytolympe du réticulum cytoplasmique. L'accumulation graduelle de cristal intérieur de la cellule progresse jusqu'à ce qu'elle éclate...

« Des cellules errantes émigrent dans une paroi élargie de vaisseaux sanguins et subissent une dégénérescence pendant

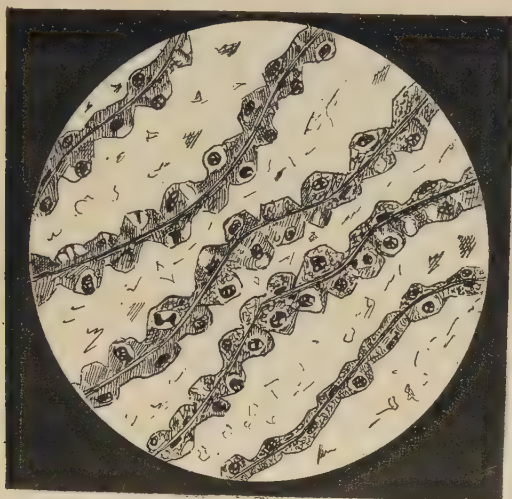


Fig. 12. — Tissue de l'organe de Morren chez *Helodrilus chloroticus*. Aspect se rapprochant des figures d'Harrington.

laquelle le cytoplasme qui l'accompagne s'épand et est finalement converti en calcaire. »

Toute une partie du travail d'Harrington insiste sur ce fait, que des noyaux venus du sang sont observés passant dans le tissu des glandes de Morren et par conséquent sur cette conclusion que les cellules détruites par fonte cellulaire sont remplacées par des éléments venus du sang.

Nous devons avouer que sur les quelques milliers de préparations que nous avons observées nous n'avons jamais pu rencontrer de figures rappelant celles qui sont dessinées sur les planches d'Harrington. Ces planches d'ailleurs nous montrent des cellules, ou plutôt des noyaux semblant s'étirer pour traverser une basale

par un orifice très étroit. Comme nous établirons plus loin que ce qu'Harrington considérait comme une basale est en réalité un endothélium vasculaire, nous croyons qu'il a observé des figures de diapedèse peut-être provoquée; l'irritation résultant d'une nourriture trop acide.

Tous les auteurs qui nous ont devancé considèrent que les sinus sanguins ne sont séparés des cavités interlamellaires que par une seule couche de cellules.

Harrington décrit un syncytium présentant des saillies en massue

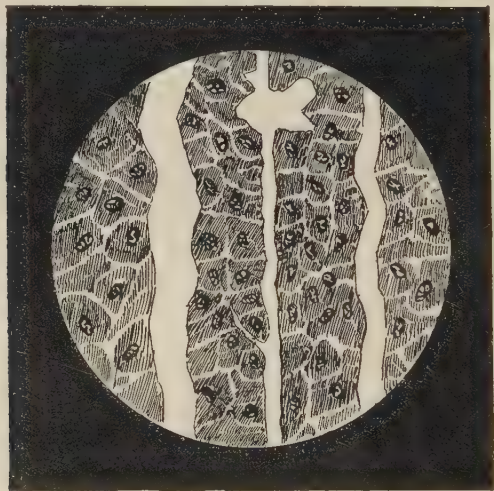


Fig. 13. — Tissue propre de l'organe de Morren de *Eisenia rosea* vu de champ.

occupées chacune par un noyau et correspondant à une synergide, le tout reposant sur une basale.

Nous avons longtemps considéré le tissu des lamelles de l'organe de Morren comme ainsi constitué; et si par exemple on examine des cellules de *Helodrilus chloroticus* il est impossible de distinguer autre chose, mais l'examen de coupe faite sur *Helodrilus trapezoides*, notamment dans la région avoisinant le diverticulum de Perrier, nous a permis une étude beaucoup plus approfondie.

Nous avons employé les doubles colorations par l'éosine et hématoxyline, par la safranine et le vert lumière, pouvant nous per-

mettre d'employer les colorants acides après avoir employé la méthode de coloration indiquée. Nous avons aussi obtenu de bons résultats par une simple coloration au bleu polychrome.

Néanmoins quelles que soient les précautions employées, le bord libre des cellules est plus ou moins détérioré. Le protoplasme est toujours assez fortement contracté et il est probable que de nombreuses vacuoles allongées perpendiculairement aux lamelles se produisent artificiellement par rétraction, faute d'une technique meilleure.

Cependant à part ces quelques restrictions nous avons pu déterminer avec assez de précision l'aspect histologique de ce tissu et la description que nous en donnons s'éloigne beaucoup de celle qui a été proposée par nos devanciers.

Les résultats obtenus sont indiscutables; il suffit de jeter un regard sur certaines de nos préparations pour se persuader de leur exactitude. Mais nous devons avouer que nous n'y sommes parvenus qu'après bien des tâtonnements. Nous avons même confirmé les résultats obtenus par Harrington dans une note à la Société de Biologie du 13 avril 1907. En effet, lorsqu'on examine une coupe passant par le tissu de l'organe de Morren, on ne voit entre la couche sanguine et les cavités interlamellaires, qu'une seule assise de cellules. Sur des préparations où l'endothélium vasculaire est nettement visible sur des vaisseaux voisins, il est impossible de le distinguer sous cette assise. Il y a bien sous l'assise une membrane visible, mais il est impossible de distinguer aucune structure nucléaire ou cellulaire, si bien que nous avons longtemps cru, avec Harrington, à l'existence d'une assise unique, se reposant sur une basale; et nous pensions avec lui qu'il fallait admettre que cette assise est ou la paroi vasculaire elle-même, ou un épithélium sous lequel le sang circule librement en larges nappes issues d'un vaisseau, pour pénétrer à nouveau dans un autre vaisseau et nous penchions plutôt vers la première hypothèse.

Harrington avait bien remarqué que certains noyaux apparaissaient comme accolés à la membrane basale, mais il les rapprochait de ces figures précédemment décrites des « noyaux migrants » que nous croyons être des figures de diapédèse. En observant cer-

taines préparations particulièrement mieux colorées, et surtout des coupes colorées au bleu polychrome et faites dans la région des diverticules de Perrier, nous avons pu constater le fait suivant représenté sur la fig. 14.

Des noyaux allongés peuvent être vus à l'intérieur de la « membrane basale » dont ils font partie. La « membrane basale » se continue nettement avec l'endothélium vasculaire des sinus voisins



Fig. 14. — Etude de l'histologie de *Helodrilus trapezoides*.

sur lesquels on peut retrouver les mêmes figures nucléaires. Il est donc évident que la prétendue basale d'Harrington est en réalité un épithélium vasculaire. Nos préparations, nous le répétons, sont des plus démonstratives. Les lamelles qui avoisinent le diverticulum de Perrier sont toujours mieux conservées, plus intactes que les autres lamelles, mais on ne peut douter un seul instant qu'elles n'aient strictement la même structure. D'ailleurs, guidés par l'observation de ces lamelles, nous avons pu trouver des figures à peu près analogues sur les autres, mais en général l'endothélium vasculaire y est beaucoup plus mince, beaucoup plus aplati et il est évident que, comme cela se passe dans le poumon humain, il se produit un renflement de la cellule au niveau du noyau, renfle-

ment qui donne en coupe les figures observées et décrites par Harrington.

Il y a donc, séparant le sang des cavités interlamellaires, deux assises de cellules :

1° Un endothélium vasculaire.

2° L'assise classique signalée par les auteurs. Nous rechercherons plus loin la nature histologique de cette assise et nous verrons combien son aspect varie avec les espèces.

Contrairement à Bourne et à Harrington, nous ne croyons pas à l'existence d'un syncytium. Évidemment il est très difficile de percevoir une limite cellulaire entre les cellules de certaines espèces. Nous verrons plus loin que cette limite est au contraire assez bien visible chez d'autres. Chez l'*Helodrilus trapezoides*, qui nous occupe plus particulièrement, elle se voit assez rarement avec netteté.

L'assise se compose chez l'*Helodrilus* de très grosses cellules plates dont la hauteur varie de 3 à 10 μ mais dont la largeur peut atteindre des dimensions considérables. Le protoplasme présente de très grosses et très nombreuses granulations. Il est creusé d'un nombre considérable de vacuoles beaucoup plus nombreuses près de la périphérie que près du sinus sanguin.

Ce protoplasme présente vis-à-vis du même colorant une affinité très variable et les préparations offrent un dessin très délicat.

Nous avons dit que la limite distale des cellules était toujours plus ou moins déchirée, quelles que soient les précautions prises. Cependant, dans certains endroits mieux conservés, elles apparaissent limitées par un véritable plateau.

Lorsque l'on a fixé par l'alcool un ver ayant jeûné de Ca, et que l'on examine des coupes préparées sans aucun réactif acide, on peut voir, dans les vacuoles les plus proches de la cavité interlamellaire, de petits cristaux de forme irrégulière, le plus souvent des granulations dont on peut provoquer l'effervescence sous le microscope à l'aide des réactifs acides.

Les noyaux offrent des aspects très différents selon la position qu'ils occupent dans la cellule. Ceux qui se trouvent dans le voisinage de l'endothélium sont en général allongés dans le sens trans-

versal. Le protoplasme qui les entoure forme un réseau assez dense, se colorant facilement. Eux-mêmes présentent une grande affinité pour les colorants et par suite un réseau de linine gros et serré. Au contraire, les noyaux plus éloignés de l'endoderme sont plus gros, arrondis, globuleux. Ils sont souvent logés dans une large vacuole protoplasmique, eux-mêmes sont peu colorés, ils montrent une membrane moins épaisse, la chromatine semble diffuse, sauf un gros nucléole volumineux, central.

Harrington voit dans ces différentes formes du noyau « un facteur de contrôle de la phase constructive ». En effet, il montre des préparations où l'on ne trouve qu'une des sortes de ces noyaux. Cela prouve qu'il a, en suivant la méthode précédemment exposée, toujours observé du tissu en voie de reconstitution. Nous croyons pouvoir donner à ces différences d'aspect une autre explication. En effet, nous avons recherché des figures de kariokinèses dans ce tissu spécial et nous n'en avons jamais trouvé; et il est absolument impossible de supposer que la kariokinèse soit le mode habituel de division de ces noyaux, étant donné le nombre considérable de coupes examinées. Par contre, nous avons vu un très grand nombre de figures de divisions par amitose. La comparaison de ces figures nous a permis de reconstituer à peu près les phases de la division nucléaire; or cette division porte toujours sur les noyaux allongés que nous avons signalés près de l'endothélium vasculaire. Ces noyaux, loin de devenir plus volumineux, se condensent au contraire pour donner une tache de chromatine allongée. Il n'est plus possible de percevoir ni nucléoles, ni membranes, ni réseaux de linines. Le noyau a l'aspect d'une tache uniforme très différent de la chromatine diffuse, que nous avons signalé dans les noyaux globulaires qui sont au contraire relativement très peu colorés.

Pendant que se produit cette sorte de condensation, le protoplasme semble se creuser tout autour du noyau d'une sorte de vacuole très claire, beaucoup plus apparente que celle qui entoure les noyaux globulaires.

Le noyau s'allonge, se renfle aux deux extrémités en se rétrécissant au milieu, puis se divise en 2. A aucun moment de cette

division on ne peut voir aucun détail à l'intérieur de la tache nucléaire, lorsque la coloration est faible elle apparaît uniforme, il y a donc bien amitose vraie.

Il semble donc que les modifications de forme et de position du noyau soient liées à la division, qui s'opère toujours dans le voisinage de l'endoderme vasculaire, et qu'au contraire la forme globulaire soit un stade de repos.

Il est certain qu'un certain nombre de noyaux sont détruits en

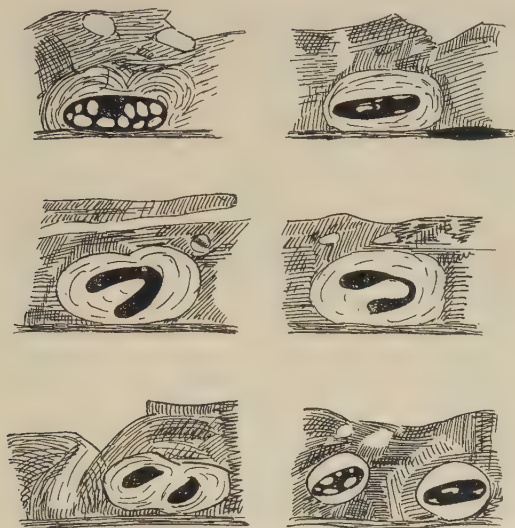


Fig. 15. — Quelques figures d'amitose de l'assise de Morren de l'*Helodrilus trapezoides*.

présence d'une nourriture acide, et même fort peu persistent en présence d'une nourriture très acide.

La division du protoplasme, qui suit la division du noyau, se fait perpendiculairement à l'assise. A ce moment, comme le montre la figure 16, la couche cellulaire épaisit. Puis les noyaux se répandant un peu partout dans les cellules mères hypertrophiées, on voit peu à peu des cloisons qui divisent la masse en cellules allongées apparaître à l'intérieur du protoplasme ; ces cellules se séparent bientôt les unes des autres et ont alors l'aspect caractéristique de cellules en massues se rapprochant beaucoup de celles décrites par Harrington « à la 3^e phase de la sécrétion » ; or nous avons dit

pourquoi nous considérons la 3^e phase d'Harrington comme un des stades terminaux de la reconstitution du protoplasme traité par les acides.

Plus tard, il est évident que ces mêmes cellules doivent s'aplatir progressivement pour redonner les figures normales précédemment décrites.

La figure 16 représente un coin d'une préparation où nous avons pu retrouver à la fois dans le champ du microscope presque



Fig. 16. — Multiplication des cellules de l'assise propre de l'organe de Morren, *Helodrilus trapezoides*.

tous les stades intéressants de cette division : a) cellules hypertrophiées à plusieurs noyaux, b) segmentations du protoplasme, c) cellules en massues, d) cellules en voie d'aplatissement, e) cellules normales.

Cette préparation présentait en outre une figure intéressante que nous avons rencontrée assez fréquemment : une masse syncytiale contenant plusieurs noyaux mais dans laquelle il était impossible d'observer aucune division protoplasmique.

Cette masse semblait se séparer de l'assise des cellules propres de l'organe de Morren à laquelle elle était encore attachée par un certain nombre de trabécules protoplasmiques.

La face inférieure de cette masse syncytiale portait l'empreinte visible de la surface de l'assise des cellules propres de l'organe de Morren sur laquelle elle semblait précédemment appliquée, comme les cellules de la couche superficielle de la vessie recouvrent les cellules de la couche moyenne.

Nous n'avons pu donner aucune signification histophysiologique à cette figure. Il est évidemment probable qu'elle représente un mode de desquamation (nous avons en effet trouvé un nombre assez considérable de figures à peu près analogues libres dans les cavités interlamellaires), mais il nous est impossible de rien préciser à ce sujet.

À l'intérieur des sinus sanguins on aperçoit les éléments figurés du sang, nucléés.

En résumé, une coupe de l'organe de Morren rencontre successivement les tissus suivants :

1° Un endothelium séreux.

2° Une gaine conjonctive où le picrocarmin montre un certain nombre de fibres élastiques. Les cellules fixes et migratrices sont assez rares.

3° Une couche de fibres musculaires lisses, circulaires. Les fibres apparaissent en coupe, dans toute leur longueur. Elles sont fusiformes allongées, présentent un noyau petit très chromatique. On peut y relever quelques striations longitudinales.

4° Une mince couche conjonctive.

5° Une couche de fibres musculaires lisses, longitudinales. Elles apparaissent en section sur la coupe, séparées par des trames conjonctives. Lorsque la coupe passe dans la partie médiane de la fibre on y rencontre le noyau.

6° Une couche conjonctive, intéressante parce que c'est dans son épaisseur que cheminent les sinus sanguins externes qui, irréguliers, varriqueux, semblent la disséquer pour y loger leurs expansions. Souvent on voit plusieurs sinus sanguins se confondre.

7° La couche des lamelles vasculaires avec leurs deux assises précédemment décrites, l'assise de tissus propres se réfléchissant sur les parois externes et internes des cavités interlamellaires où elle est en général plus mince.

8° Une couche de tissu conjonctif fasciculé où sont logés les sinus internes.

6° La muqueuse œsophagienne avec sa couche épithéliale superficielle et un corion réticulé montrant de très nombreuses cellules fixes et migratrices.

Dans le tissu conjonctif avoisinant la muqueuse œsophagienne,

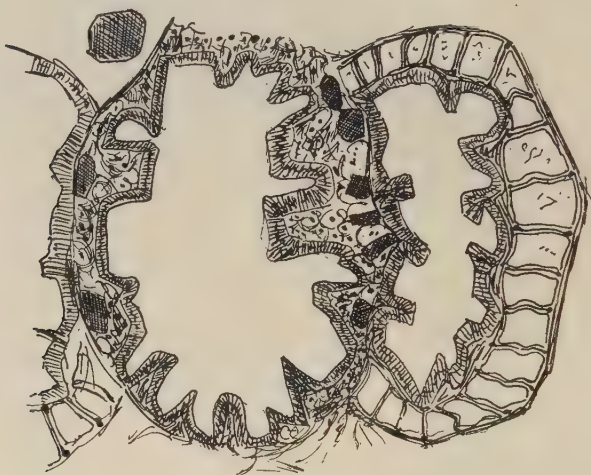


Fig. 17. — Aspect général d'un coupe passant par les diverticulum de Perrier. On y remarque le grand nombre de vaisseaux situés sur la paroi interne du diverticule.

on rencontre fréquemment des fibres musculaires et des fibres longitudinales, mais pas d'une façon constante.

Le diverticulum de Perrier est tapissé par un épithélium qui rappelle beaucoup par son aspect l'épithélium œsophagien, mais le corion sous-jacent à l'assise épithéliale est extrêmement réduit. Cet épithélium est constitué par des cellules cylindriques très allongées atteignant $30\ \mu$ et beaucoup plus parfois. Le réseau protoplasmique est beaucoup plus dense près de la surface qu'à la base. Ces cellules sont évidemment ciliées; elles sont surmontées d'un plateau vibratile très net; les noyaux très chromatiques sont le plus généralement petits et allongés. On rencontre parfois des noyaux plus volumineux, clairs et sphériques.

Dans les préparations, en général, la contraction résultant de la fixation provoque des lacunes entre les cellules épithéliales. Mais

jamais ces lacunes ne s'étendent assez pour séparer les cellules les unes des autres à la base ou à la périphérie.



Fig. 18. — Épithélium du diverticulum de Perrier.



Fig. 19. — Épithélium œsophagien. — Il diffère de l'épithélium du diverticule de Perrier par la grande proportion des cellules muqueuses.

La couche de tissu conjonctif qui sépare l'épithélium du diverticulum de Perrier, de l'épithélium propre de l'organe de Morren,

est extrêmement mince et en grande partie occupé par les sinus sanguins externes.

En comparant les deux figures, on pourra se rendre compte de la grande similitude qui existe entre l'épithélium du diverticulum de Perrier et l'épithélium de l'œsophage. Cependant on remarquera la différence d'aspect et d'étendue de la couche conjonctive sous-jacente. De plus, tandis que l'on rencontre dans l'épithélium œsophagien de nombreuses cellules muqueuses allongées, présentant près de la surface épithéliale une gouttelette très allongée de mucus clair, les cellules muqueuses sont extrêmement rares dans l'épithélium du diverticule de Perrier.

Les cavités interlamellaires de l'organe de Morren viennent déboucher dans le diverticulum de Perrier. On peut rencontrer sur une coupe ces orifices normalement fermés comme par exemple sur la fig. 48.

Le passage entre l'épithélium de l'organe de Morren et l'épithélium du diverticule de Perrier se fait sans aucune transition; l'épithélium de l'organe de Morren s'arrêtant à la base des cellules épithéliales du diverticule. Dans le 14^e segment, nous avons remarqué quelquefois une légère dépression de l'épithélium œsophagien qui se met en communication avec le tissu de l'épithélium de l'organe de Morren en présentant à peu près le même aspect que la communication précédemment décrite dans le diverticulum de Perrier. Ceci correspond évidemment à la paire d'orifices précédemment signalés dans le 14^e segment.

V

EMBRYOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE.

Embryogénie. Aucun travail précis sur le développement de l'organe de Morren n'a été tenté avant Harrington.

Les glandes de Morren étant considérées comme des glandes digestives ont toujours été décrites *a priori* comme des invaginations ou des bourgeonnements du tube digestif; et cela d'autant plus facilement, qu'à un moment où l'organe de Morren est encore mal différencié, on peut déjà voir nettement l'invagination de l'œsophage qui correspond au diverticulum de Perrier et un examen superficiel peut laisser croire qu'il constitue une première ébauche de « glandes ».

Harrington a fait sur le développement histologique un travail des plus précis et nous n'avons pu que nous borner à contrôler ce qu'il a avancé. Malheureusement son ouvrage étant assez difficile à trouver, nous résumerons néanmoins en quelques lignes sa description du développement des glandes de Morren, en renvoyant aux superbes planches qui ornent son travail.

Il faut considérer, au point de vue du développement des glandes de Morren, deux parties bien distinctes : l'organe proprement dit et le diverticulum de Perrier.

L'organe de Morren ne commence à se former que lorsque l'embryon a déjà atteint 0,025 de long.

La région périœsophagienne qui correspond au futur organe de Morren est alors occupée par une substance caractéristique qu'Harrington qualifie de « masse vitelline ». C'est une masse granuleuse jaune orangé, rappelant bien par son aspect le vitellus et se colorant en noir par l'acide osmique. Cette « masse vitelline » se fragmente et donne naissance à un certain nombre de corpuscules, que l'on retrouve, circulant dans tous les vaisseaux, pendant très longtemps. Ces corpuscules sont très reconnaissables, parce qu'ils con-

tiennent des granulations jaunes orangées. Nous avons fréquemment observé des restes de cette « masse vitelline » chez l'adulte. Toutes les cellules ne se transforment pas en corpuscules sanguins, un certain nombre persiste à la place d'origine. Il faut ajouter que les vaisseaux sanguins semblent entièrement constitués dès le début de la fragmentation sauf dans cette seule région.

La division se fait par amitose; au fur et à mesure de la fragmentation, on peut voir des bourgeons vasculaires pénétrer dans la « masse vitelline », si bien que les cellules « vitellines » qui ont persisté semblent baigner dans un large sinus sanguin. On voit alors les cellules « vitellines » s'organiser peu à peu de façon « à canaliser » le sang, et à se creuser de larges interstices intercellulaires qui engendrent les cavités interlamellaires.

Ces cavités, de forme primitivement carrée, semblent s'aplatir à mesure que l'organe s'élargit et que les cellules se multiplient. En se multipliant, les cellules perdent peu à peu leurs granulations vitellines, qui, à l'état normal, ont disparu chez l'adulte, mais qui ont été signalées persistant chez l'adulte de certaines espèces. C'est ainsi par exemple que Beddard en 1892 les avait déjà signalées chez la *Stulmannia variabilis*.

Il est d'ailleurs très difficile d'affirmer d'une façon précise de quel feuillet embryonnaire dérive l'organe de Morren, la formation de la masse « vitelline » n'ayant pu être éclaircie ni par Harrington ni par nous.

Cependant; le mode de formation de l'organe de Morren diffère évidemment de celui des glandes digestives.

Même en persistant à considérer que les « glandes de Morren » sont une invagination épithéliale ayant le diverticulum de Perrier pour origine, il est évident qu'il faut abandonner l'idée de plusieurs glandes décrites classiquement. Si l'on suit le développement ultérieur de l'organe de Morren il est absolument impossible de ne pas en arriver nécessairement aux conclusions anatomiques précédemment énoncées.

Lorsque l'*Helodrilus trapezoides* a atteint 0,05 de longueur, l'organe de Morren a absolument la forme d'une cavité périœsophagienne régulière.

Il y a à proprement parler plutôt deux cavités latérales allongées, communiquant en haut et en bas; les cavités occupent les 11^e, 12^e, 13^e et 14^e segments. A ce moment, l'organe semble plutôt faire saillie sur la face interne de l'œsophage que sur la face externe. Le diverticulum de Perrier, déjà ébauché comme nous l'avons dit se trouve momentanément détruit, en quelque sorte dévaginé par la multiplication active des cellules de l'organe de Morren.

A ce moment, chez l'*Helodrilus trapezoides*, l'organe de Morren est nettement constitué par une cavité périoœsophagienne occupant

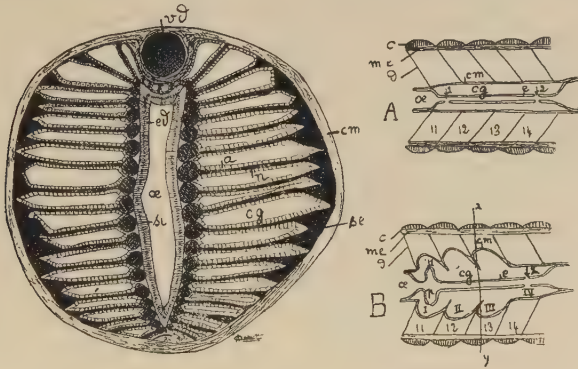


Fig. 20-I. — Coupe transversale d'une « glande de Morren » chez *Helodrilus trapezoides* très jeune. — œ, œsophage; ed, épithélium digestif; se, sinus sanguins externes; si, sinus sanguins internes; vd, vaisseau dorsal; n, nappe sanguine; a, assise cellulaire; cg, cavité glandulaire; cm, couche musculaire.

II. — Coupe schématique antéro-postérieure. — A, chez *Helodrilus* très jeune; B, chez *Helodrilus* adulte; c, cuticule; me, muscles externes; d, dissépiments; œ, œsophage; e, épithélium digestif; cg, cavité de la glande de Morren; cm, sa couche musculaire externe; 1 et 2, ses orifices.

les segments 11, 12, 13 et 14, ouverte aux deux extrémités par les orifices déjà mentionnés et contenant les lamelles vasculaires décrites.

Une seconde fois le diverticulum de Perrier se reconstitue, il est lui, nous l'avons dit, une dépendance de l'œsophage. Sa nature histologique, même sans aucune étude embryologique, ne permettant aucun doute à ce sujet. Il n'est même pas, à proprement parler, une invagination œsophagienne mais un repli, une cavité de l'œsophage au fond de laquelle se trouvent logés les orifices antérieurs de l'organe de Morren.

La lobulation externe de l'organe de Morren que nous avons

précédemment décrite, n'apparaît que beaucoup plus tard. Les « paires de glandes de Morren » apparaissent successivement dans les 11^e, 12^e, et 13^e segments.

Nous croyons pouvoir donner de leur formation l'explication suivante : la couche musculaire périphérique est animée de contractions péristaltiques bien visibles sur une vivisection. Ces contrac-

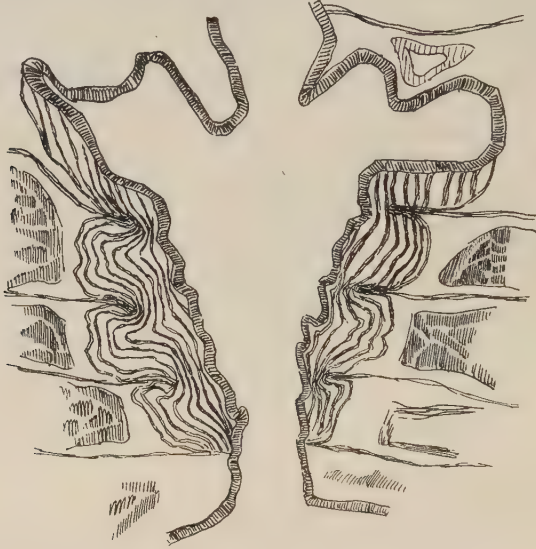


Fig. 21. — Coupe passant par l'organe de Morren de l'*Octolossium lacteum*.

tions vont d'arrière en avant et poussent vers l'avant les concrétions calcaires qui se forment à l'intérieur de la cavité.

Comme les orifices par où les concrétions passent des cavités interlamellaires dans le diverticulum de Perrier sont très petits les concrétions sont expulsées avec peine en produisant même fréquemment des déchirures. Les concrétions calcaires s'accumulent donc ainsi dans la partie antérieure de l'organe dont ils tendent à dilater les parois.

Or les dissépinements s'insèrent très solidement sur la paroi externe du tube digestif, d'où ils rayonnent en quelque sorte. Leur insertion constitue un véritable collier qui s'oppose à la distension de la paroi externe de l'organe de Morren par les concrétions accumulées. La dilatation ne se produit donc qu'entre l'insertion des dissépi-

ments, c'est-à-dire au niveau de chaque segment, et latéralement de chaque côté, les concrétions ayant par elles-mêmes tendance à s'accumuler plutôt dans les parties les plus larges de l'organe. Comme l'organe occupe quatre segments, il est naturel que les prétendues paires de glandes de Morren apparaissent successivement dans les 11^e, 12^e et 13^e segments, c'est pourquoi la partie de l'organe située dans le 14^e segment, et subissant parce que située plus en arrière moins de distension, ne présente pas de dilatation.

L'insertion des dissépiments ne se fait pas perpendiculairement à la paroi digestive, mais obliquement de dedans en dehors et d'arrière en avant. Cette disposition explique comment les dilatations toujours poussées en avant par les contractions péristaltiques arrivent plus facilement à cheminer les unes sur les autres.

L'anatomie, l'histologie et l'embryogénie s'accordent donc bien pour affirmer que :

Il n'existe ni trois, ni quatre paires de « glandes de Morren » mais bien un organe unique, cavité périœsophagienne ouverte aux deux bouts. Les prétendues glandes ne sont que des lobulations secondaires.

Anatomie comparée. — L'étude de l'anatomie comparée de l'organe de Morren chez les Lombrics viendra encore apporter sa contribution à l'appui de cette affirmation, en montrant que chez les types ancestraux, il n'existe qu'un organe, à peu près semblable au type embryonnaire précédemment décrit. La phylogénie est parallèle à l'embryogénie.

L'anatomie comparée des Lombricides a été magistralement étudiée par M. E. de Ribaucourt qui a établi le schéma des relations ancestrales, et nous nous sommes basés sur ses conclusions pour suivre le développement phylogénique de l'organe de Morren. Chez l'*Octalosium profugum*, l'organe de Morren, représenté sur la figure, nous apparaît comme une cavité périœsophagienne fort irrégulière épousant toutes les sinuosités de l'œsophage. Aucune segmentation, aucune lobulation n'y sont appréciables ; on voit les dissépiments y dessiner à leur insertion un sillon. Les diverticules de Perrier apparaissent comme de simples replis de l'œsophage dans lesquels viennent s'ouvrir les orifices antérieurs des cavités interlamellaires.

L'assise propre de l'organe de Morren est formée de cellules très



Fig. 22. — Coupe montrant la cavité périesophagienne en manchon cylindrique régulier de l'*Allurus*.

aplaties avec des renflements au voisinage des noyaux. L'endothé-

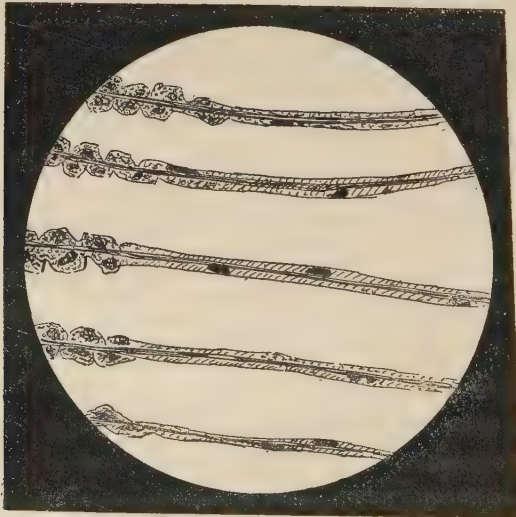


Fig. 23. — Aspect de l'épithélium de *Eisenia rosea*.

lium y est en général très visible. Il est proportionnellement beaucoup plus épais. Les follicules ne dépassent jamais en avant les

diverticules de Perrier. Sur quelques échantillons nous avons pu voir des sillons dessinés par des dissépiments assez profonds.

L'*Allurus* est évidemment un type très intéressant parce qu'il conserve parfaitement son type de manchon périœsophagien.

La cavité ainsi que le représente la figure 24 est complètement annulaire. Il n'y a pas encore comme chez les types plus évolués de parties latérales plus élargies. Cependant la circulation y est

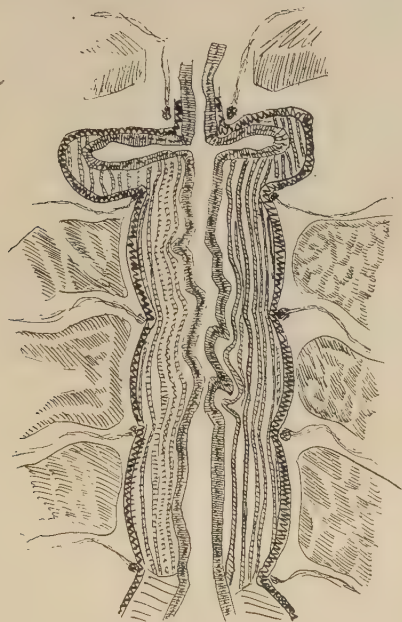


Fig. 24. — *Eisenia rosea*, coupe antéro-postérieure passant l'organe de Morren.

presque schématique; déjà l'insertion des dissépiments y fait remarquer par les sillons qu'elle creuse une ébauche de lobulations rappelant celle décrite chez l'*Helodrilus trapezoides*; les diverticules de Perrier tout en n'apparaissant que comme des replis de l'œsophage y sont déjà plus réguliers, plus fermés. Tandis que chez l'*Octalosium lacteum* l'épithélium y était absolument semblable à celui de l'œsophage, l'épithélium du diverticulum de Perrier de l'*Allurus* montre déjà une sensible diminution des cellules muqueuses. Enfin dans le 11^e segment, le plus antérieur, le tissu se trouve distendu et on voit en quelque sorte nettement dessiné

les premiers lobes de l'organe de Morren, la première paire de glandes des anciens auteurs.

L'*Eisenia rosea* nous présente des caractères à peu près semblables : les saillies du premier segment y sont encore plus marquées et de nombreux cristaux encombrant le diverticulum de

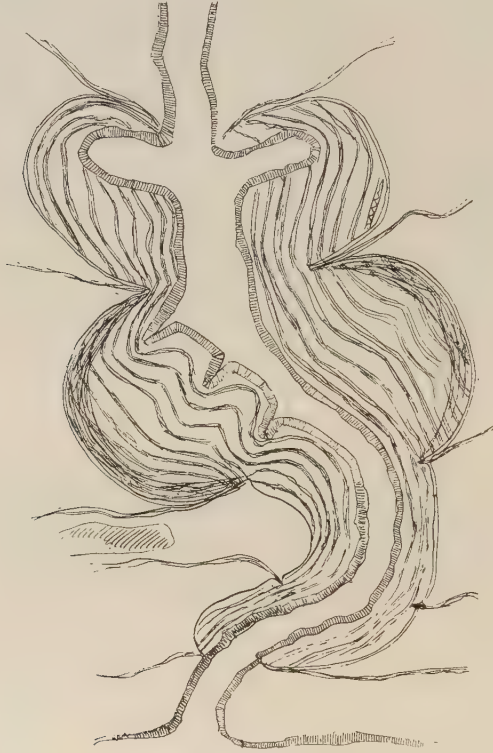


Fig. 25. — Coupe passant par l'organe de Morren de l'*Eisenia foetida*.

Perrier. Par contre le reste de l'organe est assez étroit et les sillons imprimés par l'insertion des dissépiments y sont à peine marqués.

Chez l'*Eisenia foetida*, on remarque un faible diverticulum de Perrier entouré d'une saillie très nette, mais en arrière de lui, dans le 12^e segment, on voit deux énormes saillies beaucoup plus volumineuses que les premières.

Le sillon existant là entre la première et la deuxième paire de

saillies est beaucoup plus profond. Déjà extérieurement on a l'impression de « deux glandes distinctes ». Notons que la deuxième paire de saillies est bourrée de cristaux spéciaux sur la nature desquels nous reviendrons plus loin. Toute la portion occupant les segments 13 et 14 forme une cavité en manchon très régulier.

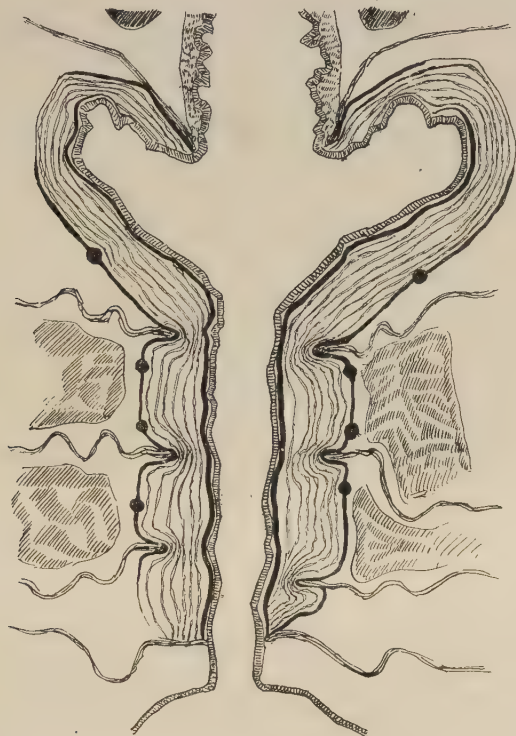


Fig. 26. — Coupe passant par l'organe de Morren de l'*Helodrilus caliginosus*.

Enfin nous rencontrons les types très voisins de l'*Helodrilus trapezoides* chez toutes les espèces plus évoluées : *Helodrilus caliginosus* *Lumbricus terrestris*, etc.

Nous avons entrepris l'étude de l'histologie comparée de ces diverses espèces, mais nous n'avons pu relever de caractères différentiels caractéristiques. D'ailleurs, les variations intéressantes que nous aurions pu relever nous auraient toujours paru discutables, étant donné les grandes variations qu'on rencontre toujours dans

une même espèce, variations surtout en rapport, comme nous l'avons dit, avec les conditions extérieures.

Cependant nous avons remarqué dans toutes les coupes de *E. Fætida* que nous avons examinées la constance de certaines différences histologiques : l'endothélium y est excessivement mince,



Fig. 27. — *Helodrilus trapezoides*. Coupe longitudinale de l'organe de Morren.

les cellules n'y sont presque jamais vacuolaires comme dans les autres espèces, le protoplasme beaucoup plus dense et régulier est plus avide de colorants, les noyaux plus régulièrement répartis, enfin les cellules toujours mieux conservées sont beaucoup plus régulièrement aplaties. Mais ces différences encore, ainsi que nous le verrons plus tard, peuvent être les conséquences de différences de milieu.

VI

CIRCULATION GÉNÉRALE DU LOMBRIC ET EN PARTICULIER DE L'ORGANE DE MORREN.

Nos recherches sur la physiologie des glandes calcifères ont nécessité une étude minutieuse de la circulation des Lombrics. Au cours de cette étude nous avons dû préciser de nombreux points restés obscurs, sur le cours du sang dans les vaisseaux. Nous croyons devoir exposer les résultats de ces recherches, avant d'entamer la discussion physiologique, afin de posséder pour cette étude tous les documents nécessaires.

Historique. — La première étude un peu complète sur la circulation des Lombrics que nous connaissons est la belle description de l'appareil circulatoire du *Lumbricus terrestris* de Jacquet. Elle fut reprise par M. Edmond Perrier en 1897. En 1899, Marco Pit-zorno donna une description complète de l'appareil circulatoire de l'*Hormogaster Redii*.

Enfin en 1900, tandis qu'Harrington reprenait encore l'appareil circulatoire du *Lumbricus terrestris*, M. de Ribaucourt étudiait comparativement *Lumbricus terrestris*, *Helodrilus caliginosus*, *Eisenia fætida* et *Heliodrilus trapezoides*.

Mais il est évident que tous ces auteurs ont pris pour point de départ de leur étude la description de Jacquet, qui, suivant sa propre expression, n'a cherché : « qu'à préciser la disposition des canaux sanguins, sans entrer dans des considérations au point de vue de la marche du sang, de la distinction entre ce qu'on doit considérer comme une artère ou une veine ». De telle sorte que, nécessairement, sa description si précise, si intéressante au point de vue de l'anatomie de détail, est dépourvue de tout ordre logique. Souvent il lui arrive de suivre les vaisseaux à l'inverse du flot sanguin, commençant sa description par où il aurait dû la terminer,

amené, par exemple, à considérer comme une anastomose le tronc principal, comme une branche afférente la branche efférente, etc.

En 1903, deux auteurs américains J.-B. et Sarah W. Johnson ont publié dans les *Comptes rendus de la Society American of Morphology*, dans l'*American Naturalist* et dans le *Biological Bulletin*, une série d'articles sur la structure des vaisseaux sanguins, leurs valvules et le cours du sang.

C'est une étude très intéressante, mais malheureusement incomplète et décousue. Par exemple, les auteurs n'ont rien conclu de leur étude sur les vaisseaux « intestino-tégumentaires » de Jacquet.

Technique. — Nos recherches ont porté sur *Helodrilus trapezoides*. Les procédés que nous avons dû employer pour l'étude de la circulation de ce Lombric sont de deux ordres : les uns ont pour but de connaître l'anatomie des vaisseaux ; les autres de déterminer le sens du flot sanguin. Parmi les premiers, nous avons employé la dissection, l'injection vasculaire, les coupes en série.

La dissection n'est utile que pour l'étude grossière : par exemple pour voir les grosses différences qui séparent les espèces ; le mieux est de disséquer un ver fraîchement tué par l'alcool, les vaisseaux ne sont pas aussi contractés qu'avec le chloroforme et par suite sont plus faciles à suivre.

Nous avons pratiqué un certain nombre d'injections vasculaires. Nous avons employé des solutions gélatinées de chromate de plomb ou de bleu de Prusse (il y a, en réalité, plus suspension du colorant que dissolution).

Pour obtenir de bonnes préparations, le mieux est d'injecter à chaud : on a dans une cuve assez profonde de l'eau à 40° et dans un récipient quelconque de la matière à injection à 40° ; on fixe le ver sur un cube de liège, de telle façon que l'endroit où il faudra introduire l'aiguille soit sur l'arête ; fixant sous l'eau le cube de la main gauche, on prend de la main droite la canule, canule en verre étiré assez mince en relation avec un tube en caoutchouc : ce tube, dont on prend l'autre extrémité dans la bouche permet d'aspirer et d'injecter le liquide.

Si le vaisseau est très petit, le mieux est d'essayer d'introduire

la canule directement dans le vaisseau, par transparence. On s'assure que la canule est bien introduite dans le vaisseau, en aspirant légèrement, le sang monte dans la canule capillaire. En général les parois du vaisseau se contractent assez autour de la canule pour permettre l'injection vasculaire; il faut injecter lentement, sous une pression très faible pour ne pas forcer cette contraction de vaisseau.

Lorsque le vaisseau est d'un assez gros calibre il vaut mieux le mettre à nu par une incision longitudinale, passer dessous un fil, introduire la canule par une incision pratiquée sur la paroi supérieure du vaisseau et fixer la canule par une ligature.

Aussitôt l'injection faite, on porte l'animal dans l'eau froide pour précipiter la coagulation.

Nous ajoutons d'ailleurs que ces injections sont très difficiles, très délicates, et que la friabilité des vaisseaux ne permet pas d'en tirer tous les renseignements espérés; ils sont utiles surtout pour éclairer les coupes et, pour cet usage, il est des techniques beaucoup plus simples et très suffisantes :

En fixant un fragment de ver vivant dans le liquide formo-picrique de Bouin, en ayant soin d'ouvrir les segments de multiples incisions pour faciliter la pénétration rapide du liquide fixateur, les vaisseaux restent distendus par des caillots sanguins qui se colorent vivement à l'hématoxyline au fer.

Pour déterminer le sens du cours du sang, nous avons pratiqué des vivisections sur des vers anesthésiés comme il est indiqué dans le premier chapitre. Nous avons tiré les plus nombreuses indications de la simple observation de ces vivisections, le cours du sang est indiqué par des ondes sanguines qui courent tout le long des vaisseaux; tous les vaisseaux, sauf peut-être la partie antérieure du vaisseau ventral et l'intestino-tégumentaire de Jacquet, sont contractiles et indiquent par leur contraction le sens du cours du sang. J.-B. et S.-W. Johnson qui n'avaient pas remarqué ce fait, si visible cependant au microscope à dissection, se servaient de pinces et de ligatures et regardaient de quels côtés s'amoncelait le sang; et après section ils regardaient de quel côté le sang s'écoulait avec plus d'abondance. Les ligatures donnent de très bons résul-

tats, mais les sections induisent souvent en erreur parce que les extrémités de section du vaisseau se contractent, et se contractent inégalement.

Description. — Nous avons à considérer chez l'*Helodrilus trapezoides* : cinq vaisseaux qui courent longitudinalement d'une extrémité à l'autre (le dorsal, le ventral ou susnervien, le sous-nervien ou subneural, les latéro-nerviens), deux vaisseaux longitudinaux qui n'existent que dans la partie antérieure et les cœurs latéraux au nombre de sept paires chez l'*Helodrilus*, variant d'une

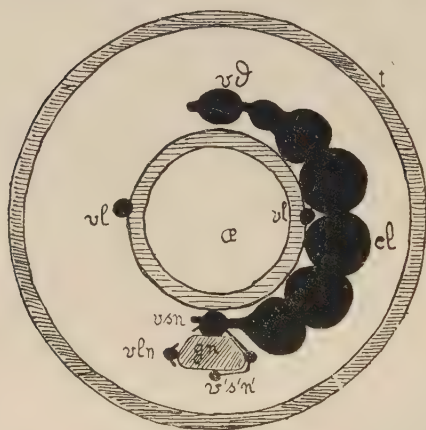


Fig. 28. — Schéma de la circulation dans le 9^e segment. *t*, téguments; *œ*, œsophage; *vd*, vaisseau dorsal; *vsn*, susnervien; *vl*, v. latéral; *cl*, cœur latéral; *vn*, v. latéro-nervien; *gn*, ganglion nerveux; *v's'n'* v. sousnervien.

espèce à l'autre. Il est à remarquer que tous les auteurs ont accordé un chapitre spécial au vaisseau intestino-tégumentaire, vaisseau des glandes de Morren, que nous étudierons à la fin de ce chapitre.

Vaisseau dorsal. — C'est le plus volumineux : il s'étend sur la face dorsale du tube digestif depuis le dernier jusqu'au premier anneau. Depuis la partie postérieure jusqu'en avant

du jabot il conserve un diamètre relativement considérable, presque un demi-millimètre dans ses portions évasées; son diamètre moyen est plus large en avant qu'en arrière, mais il conserve jusqu'au dernier anneau un volume notable. Au contraire, en avant du jabot, c'est-à-dire un peu en arrière du 14^e segment, il diminue tout à coup considérablement de volume en même temps qu'il donne de nombreuses ramifications aux parois latérales de l'œsophage. Il garde ensuite ce volume restreint jusqu'à sa terminaison dans le premier anneau. Cependant il présente une portion plus étroite au niveau de la troisième paire de saillies de l'organe de Morren.

Dans la portion la plus large de ce vaisseau le sang circule

évidemment d'arrière en avant. Il suffit de regarder quelques instants ce vaisseau au travers des téguments, pour se rendre compte très nettement de l'existence de vagues péristaltiques qui poussent le sang de l'arrière vers l'avant.

Pour bien voir ces contractions, il faut observer un animal anesthésié, car, sans cette précaution, on risque d'être induit en erreur par les troubles apportés dans les courants circulatoires par les contractions des muscles puissants qui doublent les téguments.

Dans la partie antérieure du vaisseau, le cours du sang est plus difficile à étudier. On ne peut voir à l'œil nu ou à la loupe aucune ondulation permettant de saisir le cours du sang; au microscope à dissection, nous avons quelquefois observé de véritables vibrations du vaisseau, se succédant à intervalles très rapprochés et sur la nature desquelles nous ne pouvons rien avancer.

Il semble à première vue naturel d'admettre que le sang circule en avant des cœurs comme en arrière : c'est-à-dire de l'arrière vers l'avant; mais on peut s'étonner de cette sorte de rétrécissement du vaisseau dorsal au niveau de la 2^e paire de l'organe de Morren. Et quelques auteurs ont cru que le sang venait de l'avant vers le cœur, et que le vaisseau diminuait de calibre en avant comme en arrière à mesure qu'il déversait son contenu dans les cœurs.

Une ligature du vaisseau, vers le cinquième anneau par exemple ¹, montre nettement le sens du courant. Le sang distend le vaisseau en arrière de la ligature, ce dernier est au contraire vide en avant.

Le sang circule donc d'arrière en avant dans toute la longueur du vaisseau dorsal.

La cause de la progression du sang dans le vaisseau dorsal a été des plus discutée. Le vaisseau dorsal est évidemment animé de contractions péristaltiques tout au moins dans la portion postérieure au 14^e segment. Quatrefages avait décrit le vaisseau dorsal comme « moniliforme ». Thomas Williams s'était élevé contre cette interprétation, affirmant que le vaisseau dorsal est régulièrement cylin-

1. Une ligature placée vers le 8^e ou 10^e segment ne donne aucun résultat positif.

drique, et que les étranglements observés par Quatrefages sont dus au mode défectueux d'épingleage.

Jacquet a pratiqué de nombreuses dissections et il affirme que le vaisseau est moniliforme et présente une dilatation par segment et une portion rétrécie au niveau des septa. Et à première vue en

effet, même à travers les téguments, on peut apercevoir une certaine segmentation du vaisseau dorsal.

D'ailleurs, comme l'a montré M. de Ribaucourt, cette segmentation varie beaucoup avec les espèces. Tandis que le vaisseau dorsal de l'*Helodrilus caliginosus* est presque cylindrique, celui du *Lumbricus festivus* est considérablement segmenté.

En vérité, le vaisseau dorsal n'est pas moniliforme il est cylindrique et semble présenter au niveau de chaque dissépinement un étranglement, mais cet étranglement n'est point dû comme le croyait William Thomas à un défaut d'épingleage, il est dû à une tout autre cause. Au niveau de chaque dissépinement existe une paire de valvules permettant bien au sang la circulation vers l'avant, mais empêchant tout reflux vers l'arrière. Cette disposition vient aussi renforcer l'action des contractions péristaltiques de la paroi musculaire du vaisseau.

Ces valvules signalées par M. de Ribaucourt ont été bien étudiées par D. Rosa et par J.-B. Johnson.

Fig. 29. — Schema de la circulation du v. dorsal.

D. Rosa les décrit comme « un simple agrégat de cellules parmi lesquelles on ne peut distinguer aucune structure; cellules allongées dans le sens du courant sanguin, impossibles à distinguer des amœbocytes du sang, qui sont normalement appliqués sur la paroi interne des vaisseaux »; il les considère comme une prolifération de l'épithélium interne des vaisseaux; il émet de plus cette opinion qu'elles sont un centre de formation des nouveaux amœbocytes du sang, parce qu'il y a observé d'assez nombreuses figures d'amitose.

Johnson les décrit comme une « prolifération du tissu conjonctif sous-endothélial »; il signale en outre un épaissement circulaire



de la couche musculaire au niveau des valvules. Nous avons bien observé la disposition décrite par D. Rosa et nous n'avons vu aucune prolifération du tissu conjonctif décrite par Johnson. Par contre nous avons observé la bande musculaire épaissie dont le rôle est probablement d'assurer par sa contraction la juxtaposition des valvules.

Johnson a encore mis en évidence l'existence de valvules aux endroits où les vaisseaux afférents débouchent dans le dorsal. Ces valvules permettent bien le passage du sang dans le vaisseau dorsal mais l'empêchent de refluer dans les vaisseaux afférents. Ces valvules s'insèrent sur le bord postérieur de l'orifice et se forment sous l'effort de l'ondée péristaltique vers l'avant.

C'est donc avec raison que M. de Ribaucourt a assimilé ces muscles de véritables cœurs médians, ils rappellent particulièrement les cœurs des insectes. Chacun d'eux est un muscle creux présentant plusieurs orifices afférents relativement obstrués par des valvules, qui permettent l'afflux du sang et empêchent le reflux, et un orifice efférent portant une valvule qui ne permet que la sortie.

Il est à remarquer que dans presque toutes les espèces il y a « coalescence » des dernières loges, c'est-à-dire des plus antérieures. A mesure que l'on s'approche de l'avant les cœurs deviennent de plus en plus larges, les valvules deviennent insuffisantes et les 2 ou 3 dernières loges arrivent à n'en plus former qu'une seule.

Tous les auteurs ont signalé sans les étudier les mouvements péristaltiques du dorsal. Or il n'y a pas une véritable contraction péristaltique et un mouvement ondulatoire régulier. Dans le vaisseau dorsal le mouvement de contraction qui gagne de proche en proche vers l'avant n'est pas régulier, il s'étend successivement de loge à loge. Une observation attentive à l'œil nu et mieux à la loupe montre que chaque loge se contracte pour son compte d'un seul coup : elles se contractent successivement les unes après les autres ; les contractions se suivent à des espaces de temps relativement restreints ; mais il n'y a pas une contraction péristaltique régulière, il y a une suite de contractions totales de chaque loge.

J.-B. et Sarah Johnson prétendent avoir observé dans quelques

cas des contractions péristaltiques se dirigeant vers la tête (Cephalad) dans la portion antérieure du vaisseau dorsal; malgré l'observation attentive de très nombreuses vivisections nous n'avons pu observer de contractions péristaltiques de cette portion du dorsal. Il est vrai que J.-B. et S. Johnson disent au cours de leurs articles qu'ils ont eu l'occasion de faire pratiquer chaque année des vivisections de *Lombrics* à de très nombreux élèves,

et leurs observations ont dû porter sur un beaucoup plus grand nombre de spécimens.

Néanmoins nous croyons que ces auteurs ont pris pour des contractions péristaltiques les fortes ondées sanguines qui suivent les contractions de l'organe de Morren et que l'on peut observer dans le dorsal et dans les latéraux.

Le vaisseau dorsal naît des capillaires de la région anale et d'anastomoses qui le relient au susnervien dans les trois derniers anneaux. Ces anastomoses présentent un intérêt particulier parce que ce sont elles qui forment le pavillon du *Dero* (Naidæ). Le pavillon termine le

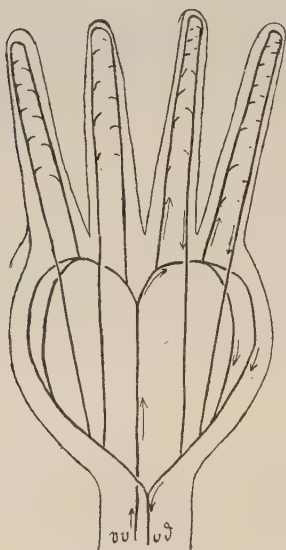


Fig. 30. — Schéma de la circulation du pavillon respiratoire du *Dero*.

corps de l'animal et porte 4 digitations.

Le vaisseau ventral pénètre dans le pavillon et à sa partie la plus postérieure donne deux arcs qui, après avoir suivi les bords du pavillon, viendront se réunir à sa partie supéro-antérieure pour former le vaisseau dorsal.

Deux paires de vaisseaux destinés aux digitations naissent de la partie postérieure de ces deux arcs et après avoir vascularisé les digitations reviennent se déverser dans la partie la plus antérieure de ces arcs marginaux. On retrouve donc bien les trois paires d'anastomoses qui relient le susnervien et le dorsal dans les trois derniers segments du *Lumbricus* et de l'*Helodrilus*.

Le vaisseau dorsal collecte tout le sang de la région postérieure du corps pour l'amener dans la région des cœurs.

Dans chaque segment le vaisseau dorsal reçoit trois paires de vaisseaux afférents; ces vaisseaux sont minutieusement décrits par Jacquet, mais comme cet auteur ne s'est pas préoccupé du sens du cours du sang, il les décrit à l'inverse de leur direction naturelle, c'est-à-dire comme partant du vaisseau dorsal pour aller vasculariser tous les organes du segment.

Benham décrit schématiquement une circulation segmentaire. Suivant lui, le sang passerait du sous-nervien au susnervien par les latéro-nerviens, et du susnervien au dorsal, par l'intestin et le sinus typhlosolaire, tandis qu'il redescendrait du dorsal au sous-nervien par les capillaires tégumentaires.

Il est normal d'admettre cependant que, puisque le dorsal amène le sang vers les cœurs, les vaisseaux intestinaux et tégumen-

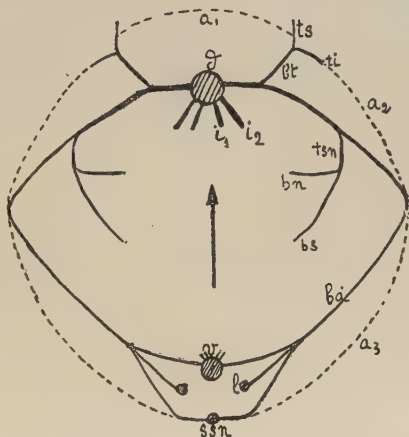


Fig. 31. — Schéma de la circulation d'un vaisseau pariétal; *v*, vaisseau ventral; *lv*, latéro-nervien; *ssn*, v. sousnervien, *a*¹ capillaires tégumentaires inférieurs; *ba*, branche anastomotique; *bn*, branche néphridienne; *bs*, branche septale; *bt*, branche tégumentaire; *ts*, supérieure; *ti*, inférieure; *a*², capillaires tégumentaires latéraux; *a*³, capillaires tégumentaires supérieurs; *d*, dorsal; *i*¹, *i*², branches intestinales.

taires en relation avec lui y déversent leur contenu. Néanmoins il est très difficile de le vérifier : 1° à cause de la petitesse de ces vaisseaux ; 2° à cause de leurs nombreuses ramifications et anastomoses. Les ligatures ne donnent aucune indication, mais, si on lie le dorsal, on voit le sang s'amonceler en arrière de la ligature non seulement dans le dorsal, mais aussi dans les vaisseaux qui sont en relation avec lui. D'ailleurs Johnson a décrit à l'embouchure de ce vaisseau des valvules dont nous avons déjà parlé; et lorsque sous l'effort des contractions péristaltiques du dorsal ces valvules obstruent les orifices de ces vaisseaux, on voit nettement au micro-

scope à dissection le sang s'accumuler au-dessous des valvules.

Le dorsal reçoit dans chaque segment trois paires de vaisseaux : une paire de tégumentaires, deux paires d'intestinaux.

Les vaisseaux tégumentaires représentent les pariétaux ; ils sont constitués par une anastomose directe entre le susnervien et le dorsal, cette anastomose reçoit à sa naissance 2 branches anastomotiques venant du latéro-nervien et du sousnervien, et quelques rameaux tégumentaires. Vers le milieu de son parcours elle reçoit une branche septale et une branche néphridienne.

Enfin vers la fin de son trajet elle reçoit une branche tégumentaire beaucoup plus importante que les rameaux tégumentaires reçus sur tout le milieu du parcours.

Elle est formée par la réunion de 2 branches, l'une tégumentaire inférieure ramène le sang de toute la partie latérale des téguments postérieurs à la branche anastomotique, l'autre, tégumentaire supérieure, reçoit tout le sang de la région supérieure des téguments. Elle vient sur la ligne médiane s'anastomoser avec celle du côté opposé par quelques rameaux.

Les deux paires de vaisseaux intestinaux sont constituées par des vaisseaux beaucoup plus volumineux, très courts, qui ramènent au dorsal le sang des capillaires intestinaux. Les capillaires intestinaux forment un réseau de petites branches perpendiculaires décrit par M. Perrier chez l'*Urochæta* et par Jacquet chez le *Lumbricus* et qui donne un aspect de quadrillage très curieux.

Le typhlosolis est sur toute sa surface recouvert de ce quadrillage qui cependant perd de sa régularité près de la partie médiane.

La circulation intestinale n'a été nettement décrite par aucun auteur. Pour la bien comprendre, il faut suivre le développement phylogénique du typhlosolis et voir comment évoluent les rameaux.

L'anatomie comparée du typhlosolis a été bien étudiée par M. de Ribaucourt, nous nous conformerons au plan général de son travail pour l'anatomie comparée de la circulation intestinale.

Chez les Tubicimorphes il n'existe qu'un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral.

Chez les Lumbricimorphes, apparaît dans la paroi supérieure de

l'intestin un vaisseau dorso-intestinal. Ce dorso-intestinal est relié au dorsal par une anastomose dans chaque segment. Ce dorso-intestinal se continue dans la région œsophagienne mais son volume diminue considérablement. Il se termine en se capillarisant dans la région céphalique (v. Ed. Perrier, *Pontodrilus*).

Du vaisseau ventral part dans chaque segment une paire de vaisseaux qui contournent l'intestin de chaque côté pour aboutir au dorso-intestinal, formant dans chaque segment à l'intérieur de la paroi un véritable collier.

De chacun de ces vaisseaux partent 3 ou 4 vaisseaux longitudinaux qui forment la charpente du réseau capillaire intestinal.

Chez l'*Urochæta*, le typhlosolis apparaît sous la forme d'une lame verticale suspendue par son bord supérieur à la paroi dorsale du tube digestif.

Le vaisseau dorso-intestinal devient vaisseau typhlosolaire et vient occuper le bord libre du typhlosolis.

Le vaisseau ventral donne au niveau de chaque segment deux paires de branches intestinales :

L'une courte se résout aussitôt en réseau capillaire intestinal.

L'autre est constituée en 2 vaisseaux semi-circulaires qui contournent l'intestin dans son épaisseur et viennent aboutir au vaisseau typhlosolaire. De ce dernier partent de très nombreux capillaires typhlosolaires.

D'autre part 2 vaisseaux aboutissent au dorsal : l'un ramène le sang des capillaires intestinaux, l'autre celui des capillaires typhlosolaires.

Cette disposition simple de l'*Urochæta* permet de comprendre le réseau inextricable de l'intestin des Lombricides.

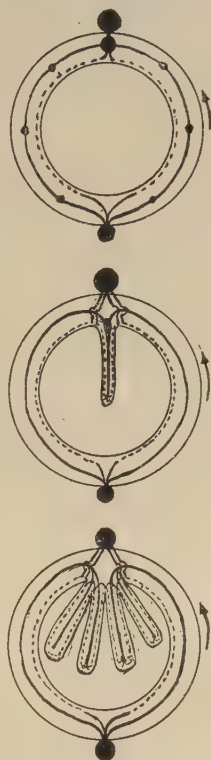


Fig. 32. — Circulation intestinale; en haut chez le *Pontodrilus*; au milieu chez l'*Urochæta*; en bas, chez les Lumbricoïdes.

La lame typhlosolaire se dédouble en deux ou plusieurs feuillets rayonnants. Le vaisseau typhlosolaire se dédouble en autant de vaisseaux qui viennent occuper le bord libre de ces lames; le vaisseau semi-circulaire se ramifie en autant de branches destinées à chacun de ces vaisseaux marginaux.

La circulation est alors d'autant plus difficile à démêler que, sur la ligne suivant laquelle le typhlosolis se continue de chaque côté avec l'intestin, le réseau de capillaires se continue sans démarcation.

Néanmoins nous basant sur la circulation de l'*Urochæta*, nous décrivons comme suit la circulation intestinale :

Du vaisseau ventral partent vers l'intestin deux vaisseaux par segment qui ne tardent pas à se bifurquer en une branche droite et une gauche. La première paire est constituée par des vaisseaux gros et courts qui se résolvent immédiatement en un réseau quadrillé de capillaires intestinaux.

La deuxième paire donne 2 vaisseaux semi-circulaires qui tournent l'intestin.

Ces vaisseaux s'adosent aux septa et leur fournissent quelques rameaux. Arrivés au niveau de l'union de la surface typhlosolaire avec la surface intestinale, ces vaisseaux donnent un certain nombre de ramifications destinées aux vaisseaux typhlosolaires marginaux. Souvent à la naissance de ces ramifications on observe des dilatactions vasculaires à paroi épaisse et qui sans doute correspondent aux dilatactions contractiles signalées par quelques auteurs.

De ces deux systèmes de vaisseaux naissent deux systèmes de capillaires : un réseau intestinal et un réseau typhlosolaire confondus à leur limite. Dans chaque segment au niveau de la ligne d'union des 2 surfaces naissent 2 vaisseaux gros et courts qui ramènent au dorsal le sang des deux réseaux. Ces 2 vaisseaux correspondent évidemment aux 2 vaisseaux de l'*Urochæta*; mais il est impossible de donner à l'un plutôt qu'à l'autre le nom d'intestinal ou de typhlosolaire.

Le vaisseau dorsal donne dans la région pharyngo-œsophagienne un certain nombre de branches en relation plus ou moins directe avec les intestino-tégumentaires sur lesquels nous reviendrons à propos de ces vaisseaux.

Dans la région tout à fait antérieure le dorsal vient se terminer par un certain nombre de branches pharyngiennes dont les plus antérieures vont aux ganglions cérébroïdes.

Edmond Perrier signale que chez le *Chætogaster crystallinus* il se termine en cæcum en arrière du premier dissépiment auquel il est attaché par un ligament ansiforme.

Chez *Eisenia fætida* M. de Ribaucourt signale que le dorsal se prolonge jusqu'à la partie antérieure du pharynx donnant une branche pour la partie supérieure des ganglions cérébroïdes et de fins rameaux à leur partie inférieure.

Vaisseau susnervien. — Le vaisseau susnervien est, après le dorsal, le vaisseau de plus fort calibre du Lombric. Il s'étend d'une extrémité à l'autre du Lombric, tandis qu'à sa partie antérieure il est rectiligne et fixe, dans toute la partie postérieure au gésier il présente de nombreuses sinuosités irrégulières et susceptibles de varier de forme, de nombre et de position avec les mouvements de l'animal.

Il y a au point de vue du cours du sang deux parties à considérer : la partie postérieure à la région des cœurs et la partie antérieure.

Dans toute la portion postérieure le sang circule de l'avant vers l'arrière; tous les auteurs, Benham, J.-B. et S. Johnson, Harrington, sont d'accord sur ce point. Cependant il est quelquefois assez difficile de le démontrer. Au moins sur l'animal anesthésié, il arrive souvent que les contractions des cœurs qui poussent le sang dans le ventral ne sont pas isochrones, et on ne peut alors constater à l'œil nu ou à la loupe aucune ondée sanguine; une ligature montre bien que le sang s'accumule en avant, mais pas d'une façon très nette, parce que le susnervien possède avec les latéro-nerviens et les sousnerviens des anastomoses très nombreuses qui suppléent le vaisseau lié. Ces anastomoses sont suffisantes pour que, après une section, le sang s'écoule par les deux bouts de section; mais quand on observe bien les vaisseaux après une ligature, on voit que les anastomoses et les vaisseaux qui suppléent sont bien gonflés, distendus en avant d'abord. On constate que la suppléance s'établit d'avant en arrière. Du reste, nous le répétons, tous les auteurs qui ont étudié cette

question se sont accordés sur ce point et dans bien des cas l'ondée sanguine est manifeste.

Il n'en est pas de même au sujet de la direction du cours du sang dans la partie du vaisseau susnervien antérieur aux cœurs. Tandis que Benham et Harrington affirment que le sang circule

d'avant en arrière, Bourne et J.-B. et S. Johnson affirment que le sang circule vers l'avant. Et chacun de ces auteurs paraît absolument certain de ce qu'il avance. Si l'on fait une ligature dans le milieu de cette portion, le sang s'accumule des deux côtés de la ligature. En avant de la ligature, il s'accumule d'une façon régulière, le vaisseau est simplement distendu, très légèrement d'ailleurs.

A chaque contraction des cœurs, le vaisseau est considérablement distendu en arrière de la ligature où le sang paraît s'accumuler; tandis que, dans l'intervalle des contractions, le vaisseau se vide en arrière de la ligature et le sang s'accumule en avant de celle-ci. De là, à notre avis, les différentes opinions des auteurs. En effet, chez un vers anesthésié, le rythme des battements cardiaques est plus ou moins troublé : les cœurs ne battent plus simultanément et, selon que la simultanéité des contractions sera plus ou moins troublée, ce sera l'un ou l'autre des deux phénomènes qui prédominera. Nous avons expérimenté longtemps sans pouvoir nous rendre compte de ce processus ayant ainsi des résultats



Fig. 33. — Schéma de la circulation du ventral (sus-nervien).

contradictoires. Nous pensons, comme Benham et Harrington, que le sang circule d'avant en arrière dans la portion antérieure du ventral comme dans la portion postérieure; mais, au moment des contractions cardiaques, les cœurs, comme disent J.-B. et S. Johnson, forcent le sang vers l'avant. Indépendamment de l'effet des contractions cardiaques, l'accumulation du sang en avant de la ligature, prouve qu'une certaine quantité de sang vient des branches antérieures du vaisseau. Mais le ventral joue en plus le rôle de résér-

voir élastique où le sang s'accumule pendant les contractions. Ce qui a évidemment pour effet de régulariser le cours du sang dans la portion postérieure du vaisseau ventral.

Le vaisseau ventral naît du riche et fin réseau capillaire qui envahit tout le péricomum et avec lequel tous les vaisseaux longitudinaux sont en relation.

De ce réseau naissent, au niveau des ganglions cérébroïdes, deux branches qui contournent de chaque côté la partie antérieure de la bouche et viennent se réunir sur sa face inférieure. Enfin, le ventral reçoit de très nombreuses branches qui prennent naissance des capillaires de la face inférieure du pharynx et des téguments ventraux des premiers segments. Dans chaque segment de la région postérieure, le ventral fournit deux vaisseaux impairs qui se dirigent vers l'intestin où ils se bifurquent pour donner la paire de vaisseaux intestinaux et la paire de vaisseaux typhlosolaires. En plus de ces deux vaisseaux intestinaux, on rencontre quelquefois des petits vaisseaux supplémentaires se dirigeant vers l'intestin; dans chaque segment, une paire de branches part du vaisseau ventral, se dirigeant vers les téguments. Enfin le ventral fournit encore par anneaux une paire d'anastomoses à plein canal avec les latéro-nerviens et une paire d'anastomoses avec le dorsal déjà signalé. A la partie postérieure du corps le vaisseau ventral va se terminer par tout un réseau capillaire très riche entourant la région anale et par les trois paires d'anastomoses directes avec le vaisseau dorsal que nous avons déjà signalées à propos de ce dernier.

Cœurs latéraux. — Les cœurs qui dans la région pharyngo-œsophagienne réunissent le vaisseau dorsal au vaisseau ventral doivent porter le nom de cœurs latéraux, comme le fait remarquer M. de Ribaucourt, pour les distinguer des cœurs médians que constitue en fait le vaisseau dorsal. Ce sont, en effet, non pas les cœurs latéraux, mais les cœurs médians qui apparaissent les premiers chez les Oligochètes, chez l'*Æolosoma* le vaisseau dorsal présente déjà des renflements contractiles, chez l'*Enchytraeus* ces renflements, au nombre de deux ou trois, sont déjà de véritables cœurs, tandis que l'on trouve simplement des branches latérales anastomotiques non con-

tractiles réunissant le dorsal et le ventral dans les segments 2, 3 et 4. Ce sont encore des anses non contractiles que nous trouvons chez les Naidæ occupant les segments 3, 4 et 5 chez le *Nais*, 5, 6 et 7 chez le *Dero*.

C'est seulement chez les Tubicimorphes que ces anses latérales deviennent contractiles, on trouve chez les Tubicimorphes, 6 paires d'anses non contractiles, dans les segments 2 à 7, une paire d'anse contractile dans le 8^e segment; dans les segments 9 à 12 on trouve aussi des anses contractiles mais ces anses sont sinueuses. Parmi les Lombricimorphes on trouve chez le *Pontodrilus* deux sortes d'anses contractiles : les unes, dans les segments 5 à 11, sont de simples vaisseaux contractiles, les autres occupant les segments 12 et 13 sont des anses volumineuses et courtes qui constituent de véritables cœurs latéraux; chez *Urochæta*, on trouve aussi trois paires de cœurs latéraux dans les segments 14, 15, 16. Chez les Lombricides les cœurs latéraux varient de nombre et de forme avec les espèces et rien n'est moins fixe que leur disposition.

Tandis que Beddard, qui a étudié en détail l'anatomie du *Typheus orientalis* n'y décrit que trois paires de cœurs latéraux, on en trouve jusqu'à neuf paires chez *Octalosium lacteum*. On en décrit ordinairement quatre paires chez *Helodrilus octoedrus*, cinq paires chez le *Lumbricus terrestris* et chez l'*Eisenia fetida*, six chez *Helodrilus rubidus*, sept chez *Helodrilus caliginosus*, huit chez *Helodrilus chloroticus*. D'ailleurs les auteurs ont souvent émis les opinions les plus diverses sur le nombre de cœurs des différentes espèces, cela tient à ce que chez les Lombricides, il y a dans les segments antérieurs des vaisseaux circulaires allant du dorsal au ventral; les uns sont très légèrement contractiles de telle sorte que certains auteurs les ont décrits comme des cœurs latéraux, les autres comme de simples anastomoses vasculaires. C'est ainsi que chez *Octalosium profugum*, il y a en réalité neuf paires de cœurs, mais les trois paires antérieures sont de très petite dimension et ne peuvent être comparées aux six dernières paires. Ces discussions se sont notamment produites au sujet de l'espèce que nous avons plus particulièrement étudiée *Helodrilus trapezoides*. Dugès en a signalé 12, Claparède 5, Jacquet 6, M. de Ribaucourt 7.

Nous ne nous expliquons pas l'erreur de Dugès, mais nous comprenons très bien les différences d'interprétation de Claparède, de M. Jacquet et de M. de Ribaucourt.

L'*Helodrilus trapezoides*, comme l'*Helodrilus caliginosus*, possède sept paires de cœurs latéraux mais la première paire et quelquefois la seconde sont chez ces deux espèces situées en plein tissu du muscle buccal et par suite invisibles à la dissection mais très apparentes à la coupe.

La forme de ces cœurs n'est pas moins variable que leur nombre : tandis que chez certaines espèces ils ont la forme d'un simple fuseau, chez d'autres, comme par exemple chez le *Lumbricus terrestris*, ils se trouvent divisés en deux cavités ; l'une très petite est constituée par une simple vésicule arrondie, l'autre beaucoup plus considérable a la forme d'une cornemuse dont la grosse extrémité fait suite à la vésicule et la petite s'effile en un vaisseau aboutissant au susnervien.

Les cœurs latéraux de l'*Helodrilus trapezoides* sont composés d'une succession de vésicules : on en compte ordinairement quatre, mais la première, plus allongée que les autres, est toujours divisée en deux parties par un étranglement annulaire ; si bien que, dans certains cas, cet étranglement plus prononcé isole une 5^e vésicule.

Un fait remarquable cependant est constant : il n'existe jamais de continuité entre les cœurs et les vaisseaux dorsal et susnervien, il y a toujours deux petits canaux relativement étroits allant l'un du dorsal au cœur et l'autre du cœur au susnervien ; et même le vaisseau efférent peut donner avant d'aboutir au susnervien une petite branche. En effet, dans les cinq premières paires d'anses cardiaques partent de ces vaisseaux efférents cinq paires de vaisseaux qui se dirigent vers les régions correspondantes des téguments tout spécialement vascularisés, dont nous avons déjà eu l'occasion de parler ; nous croyons qu'elles sont le siège d'une hématose plus intense que le reste des téguments.

Les auteurs n'ont point signalé, à notre connaissance, de valvules dans les cœurs ni dans le vaisseau ventral. Nous avons rencontré sur de nombreuses coupes passant par les cœurs aux

environs des deux orifices des amas cellulaires rappelant strictement les valvules du vaisseau dorsal, cellules rappelant les amœbocytes du sang et allongées dans le sens transversal. En raison de la difficulté des coupes dans la région des cœurs, nous n'avons pas pu déterminer la forme anatomique de ces valvules, leur fonction est évidemment d'empêcher le sang de refluer des cœurs vers le vaisseau dorsal et du ventral vers les cœurs.

De semblables valvules existent entre les différentes loges du cœur de *l'Helodrilus*. Nous avons ainsi remarqué de semblables amas cellulaires dans la partie antérieure du ventral, mais ces amas très petits ne peuvent constituer que des valvules incomplètes.

Sousnervien. — Le sous-nervien est un vaisseau très fin qui n'est guère visible qu'à la loupe et qui court d'un bout à l'autre des corps sur la face ventrale de la chaîne ganglionnaire. Il est relié par de nombreuses anastomoses (une paire par anneau) au susnervien et aux latéro-nerviens; il semble alimenté surtout par ces anastomoses capables de suppléer le ventral lorsqu'on lie ce dernier.

Des ligatures faites au microscope à dissection nous ont paru montrer que le sang circulait d'avant en arrière dans le sousnervien; mais, en raison même des anastomoses, les expériences n'ont pas donné de résultats assez nets pour nous permettre de conclure. Cependant les anastomoses montrent assez évidemment que le cours du sang est dans les latéro-nerviens et dans les sousnerviens parallèles à celui du susnervien.

Le susnervien naît du riche réseau capillaire de la région buccale pour aboutir à celui de la région périanale. Sur tout son parcours il vascularise très abondamment la chaîne ganglionnaire (sans que nous soyons en état de discerner s'il reçoit ou donne du sang à cette chaîne nerveuse). Dans chaque segment, il donne quelques vaisseaux destinés aux téguments ventraux et deux paires de branches destinées aux organes excréteurs.

Latéro-nerviens. — Ce sont de fins vaisseaux fixés aux bords latéraux de la chaîne ganglionnaire. Ils commencent aux capillaires de la région péri-buccale pour aboutir aux capillaires de la région périanale. Ils sont reliés par des anastomoses: 1° aux

susnerviens; 2° avec le sousnervien; 3° entre eux par-dessus la chaîne ganglionnaire.

Latéraux ou intestino-tégumentaires. — Les vaisseaux latéraux sont les plus importants de la région antérieure du corps. Tous les auteurs se sont attardés à les étudier longuement et leurs conclusions sont très différentes.

Jacquet décrit un vaisseau qui naît du dorsal entre le 3° et le 4° cœur (c'est-à-dire entre le 4° et le 5° puisque Jacquet ignore la première paire de cœurs latéraux masqués par le muscle buccal) et qui de là se bifurque donnant une branche antérieure et une branche postérieure :

a) La branche antérieure fournit 5 rameaux aux téguments (régions respiratoires précédemment signalées) et de nombreux rameaux à l'œsophage. Elle se termine par 2 branches, l'une supérieure, l'autre inférieure qui vascularisent abondamment le pharynx et viennent se terminer dans le réseau capillaire de la région péribuccale.

b) La branche postérieure se dirige vers le bas, vient sous les glandes de Morren auxquelles elle donne de nombreux rameaux, fournit des branches aux vésicules séminales et va se terminer dans le 15^e segment par une anastomose avec le dorsal qui, dit Jacquet, « augmente de diamètre à mesure que l'on s'approche du dorsal ».

Et Jacquet s'appuie sur l'existence de ces 2 branches pour affirmer l'homologie du vaisseau latéral avec le vaisseau intestino-tégumentaire signalé par M. Edmond Perrier dans l'*Urochæta* et le *Pontodrilus*.

Or M. Ed. Perrier décrit chez l'*Urochæta* des vaisseaux intestino-tégumentaires naissant de l'anse du 20^e segment, cheminant latéralement jusqu'au 12^e segment, puis se rapprochant de la ligne ventrale, vascularisant le dissépiment, les glandes calcifères, les glandes génitales, les néphridies. M. Ed. Perrier les décrit fort bien chez le *Lumbricus*, disant que les intestino-tégumentaires naissent du vaisseau dorsal en avant du gosier, donnent un réseau aux glandes calcifères, reçoivent des téguments et se terminent dans les premiers segments.

Harrington suit strictement la description de Jacquet.

J.-B. Johnson et S. Waugh font revenir le sang de la tête vers les glandes calcifères et de là dans le dorsal. Et, constatant que les pariétaux manquent dans les segments antérieurs, ils considèrent avec Bourne les vaisseaux latéraux comme une suite d'anastomoses entre les pariétaux disparus de ces segments (?).

Or tous ces auteurs, quoique ayant remarqué l'importance de la circulation de l'organe de Morren à la description duquel ils se sont tous attardés, n'en ont point vu la signification.

Le sang apporté en quantité par le vaisseau dorsal ne passe pas dans la partie antérieure de ce vaisseau. Au niveau de l'organe de

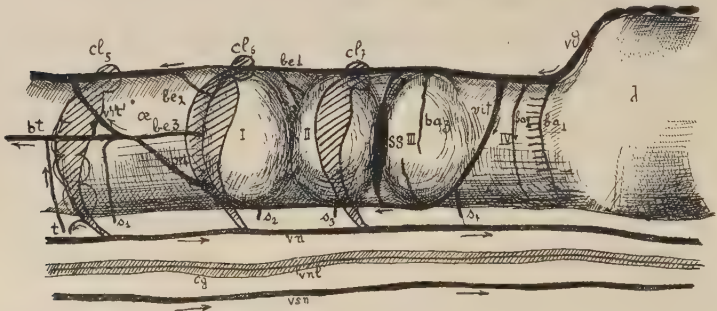


Fig. 31. — J, jabot; œ, œsophage; I, II, III, IV, lobes de l'organe de Morren; cg, chaîne ganglionnaire; vd, vaisseau dorsal; vn, vaisseau susnervien; vsn, vaisseau sousnervien; vnl, vaisseau nervien latéral; ba¹, ba², ba³, branches afférentes de l'organe de Morren; vit, origine de l'intestino-tégumentaire; SS, sinus sanguin; s¹, s², s³, s⁴, branches séminales; be¹, be², be³, be⁴, branches efférentes; bt, branches tégumentaires; t, rameau tégumentaire; v't', origine de l'intestino-tégumentaire de Jacquet; cl², cl⁴, cl⁵, cœurs latéraux.

Morren le calibre du vaisseau dorsal est considérablement réduit; il présente à cet endroit toute une portion rétrécie. Cette diminution du calibre du vaisseau dorsal se voit très nettement sur une coupe longitudinale.

Presque tout le sang apporté par le vaisseau dorsal passe dans un certain nombre de vaisseaux latéraux qui couvrent la partie postérieure de l'organe de Morren et disparaissent dans cet organe. La plus importante de ces branches, qui correspond à l'anastomose terminale de l'intestino-tégumentaire de Jacquet, vient, après avoir fourni de nombreux rameaux à l'organe de Morren, former un arc longitudinal sous cet organe et c'est cet arc qui reçoit le

sang des vésicules séminales. Le sang arrive aux vésicules séminales par 4 paires de vaisseaux issus du ventral, il en revient par 4 paires de vaisseaux aboutissant à cette partie de l'intestino-tégumentaire.

La plus grande partie du sang apporté par le vaisseau dorsal passe donc dans l'organe de Morren. Il part du dorsal se dirigeant vers l'organe de Morren 5 paires principales de vaisseaux, 2 sont postérieures aux vaisseaux signalés, 2 sont antérieures. Les 2 paires de vaisseaux antérieurs s'anastomosent du reste plus ou moins avec lui.

La paire la plus antérieure naît du vaisseau dorsal en avant du dissépinement séparant le 12^e du 13^e segment et en avant de l'insertion de ce dissépinement elle forme entre ce dissépinement et la deuxième paire de saillies de l'organe de Morren une paire de larges sinus sanguins qui viennent à sa partie inférieure communiquer avec l'arc vasculaire qui soutend l'organe de Morren.

Or nous avons vu que l'organe de Morren est constitué par des lamelles longitudinales mettant en communication deux séries de sinus sanguins longitudinaux, les uns externes les autres internes.

Les 5 paires de vaisseaux issus du dorsal dans les 13^e et 14^e segments viennent déverser leur contenu dans les sinus sanguins longitudinaux externes.

Nous avons déjà signalé, à propos de l'étude anatomique de l'organe de Morren, la richesse de ces sinus longitudinaux serrés les uns contre les autres et souvent confondus; nous avons décrit les mouvements péristaltiques de la paroi musculaire de l'organe de Morren, contractions pendant lesquelles l'organe semble complètement vidé de son contenu sanguin. Comme ces contractions sont dirigées vers l'avant, elles chassent nécessairement le sang vers l'avant.

Tous les vaisseaux en relation avec la partie antérieure de l'organe de Morren (c'est-à-dire dans les 11^e et 12^e segments) circulent sur la paroi interne, œsophagienne, de cet organe où ils sont en relation avec les sinus internes.

Le sang, amené par les branches déjà décrites dans les sinus longitudinaux externes, poussé vers l'avant par les contractions

péristaltiques, doit nécessairement passer dans les sinus longitudinaux internes à travers les lamelles de l'organe de Morren pour pouvoir s'en aller par les branches efférentes.

Ces branches efférentes se réunissent en trois paires de branches principales : deux de ces branches se déversent dans le dorsal qui à partir de ce moment reprend un calibre appréciable, la troisième se dirige vers l'avant en suivant la face latérale de l'œsophage ; elle ne tarde pas à se réunir avec l'arc longitudinal sous-œsophagien déjà décrit, puis à se bifurquer en deux branches : l'une vient grossir le dorsal ; l'autre continue son trajet sur la face latérale de l'œsophage jusqu'aux ganglions cérébroïdes et aux capillaires péri-buccaux. Cette branche latérale reçoit :

1° Le sang de la 1^{re} vésicule séminale.

2° Les 5 paires de branches qui reviennent des régions « respiratoires » des téguments. Elle fournit d'autre part des branches aux parois latérales du pharynx.

L'intestino-tégumentaire n'existe donc point en tant que vaisseau isolé ; il est constitué par tout un système de vaisseaux qui, partant du dorsal, traversent l'organe de Morren et se divisent en deux groupes : l'un revient au dorsal, l'autre constitue les latéraux.

Il est intéressant de suivre dans ce système les vaisseaux décrits par nos devanciers. M. Perrier ne considérerait que le vaisseau issu du dorsal, allant former l'arc anastomotique puis le latéral, ce vaisseau donnant suivant lui des branches aux glandes calcifères et une anastomose avec le dorsal.

Jacquet fait partir son vaisseau intestino-tégumentaire de cette anastomose, et il décrit deux branches de bifurcation, l'une correspond au latéral, l'autre à l'arc longitudinal qui par conséquent vient selon lui se déverser dans le dorsal en arrière du 14^e segment.

J.-B. et S. Johnson décrivent un vaisseau qui, parti des capillaires péri-buccaux, se déverse dans les glandes calcifères et de là va au dorsal.

Le point sur lequel nous tenons à insister est l'importance de la quantité de sang qui traverse l'organe de Morren ; le vaisseau dorsal ramène tout le sang de la partie postérieure du corps, son calibre est considérable ; au contraire, au niveau de l'organe de

Morren, il est presque nul et en avant de l'organe de Morren, son calibre redevient notable, sans jamais cependant atteindre celui qu'il avait en arrière, parce qu'à mesure que les vaisseaux efférents de cet organe lui apportent le sang qu'ils contiennent, il le déverse dans les cœurs latéraux ; de plus, toute une partie du sang venu du dorsal chemine vers l'avant dans les vaisseaux latéraux.

La circulation des glandes de Morren varie peu avec les espèces. M. de Ribaucourt, qui a étudié l'anatomie comparée de cette circulation, s'est attaché à décrire les différences existant dans les vaisseaux donnés par nous comme afférents.

Ces vaisseaux sont en effet plus ou moins visibles, chez certaines espèces, comme *Helodrilus caliginosus* (var. *Minima*), on trouve de gros vaisseaux saillants ; chez d'autres espèces, ces vaisseaux deviennent plus ou moins ampullaires et forment des sinus plus ou moins réguliers.

Lorsque l'organe de Morren a conservé sa forme primitive de manchon périœsophagien, les cinq paires de vaisseaux afférents restent saillants à sa surface ; lorsqu'au contraire l'organe de Morren présente des saillies, entre ces saillies, ou le long de ces saillies, se forment des sinus plus ou moins irréguliers, semblables à ceux que nous avons décrits entre les 2^e et 3^e paires de saillies de l'organe de Morren de l'*Helodrilus trapezoides*.

Conclusions.

A. Le vaisseau dorsal (cœurs médians) ramène vers l'avant tout le sang de la partie du corps postérieure au 14^e segment ; de là le sang passe en majeure partie dans l'organe de Morren d'où il s'écoule :

1^o Par la partie antérieure du vaisseau dorsal.

2^o Par les latéraux.

B. La majeure partie du sang contenu dans la portion antérieure du vaisseau dorsal est chassée dans le vaisseau ventral par les cœurs latéraux.

Des cinq premières paires de cœurs partent cinq paires de vaisseaux tégumentaires qui portent le sang aux régions « respira-

toires » des téguments d'où il revient par cinq autres paires de vaisseaux dans le vaisseau latéral.

C. A la partie antérieure du corps est un riche système capillaire.

Le sang passe du dorsal et des latéraux dans les quatre vaisseaux nerviens :

1° Par ce système de capillaires.

2° Par les capillaires du pharynx.

D. Le sang circule d'avant en arrière dans les quatre vaisseaux nerviens. Le susnervien fournit quatre paires de branches séminales; le sang des vésicules séminales revient par quatre autres paires de branches :

1° La première paire aux latéraux.

2° Les trois dernières paires à l'arc anastomotique longitudinal dorsal latéral.

E. Le sang passe des vaisseaux nerviens au vaisseau dorsal :

1° Par un réseau de capillaires intestinaux.

2° Par un réseau de capillaires typhlosolaires.

3° Par un réseau tégumentaire.

4° Par des branches anastomotiques (pariétaux).

F. Les quatre vaisseaux nerviens sont richement anastomosés entre eux sur tout le parcours.

G. Un réseau capillaire périanal très riche fait communiquer les cinq vaisseaux longitudinaux. En outre trois paires de grosses anastomoses font communiquer à l'extrémité postérieure le susnervien et le dorsal.

VII

PHYSIOLOGIE

On a émis sur le rôle physiologique des « glandes calcifères » les opinions les plus différentes. Julius Léo (1820) avoue en les décrivant n'avoir pu déterminer leur utilité « qui usus corpusculorum fugit me ». Morren leur attribue la fonction de sécréter la coque calcaire des œufs, tout en s'étonnant de leur connexion étroite avec l'œsophage; mais avec raison William fait remarquer que la coque des œufs est purement chitineuse et attribue aux « glandes calcifères » le rôle de « glandes reproductrices accessoires ».

Lankester et Claparède démontrent simultanément que « les glandes calcifères débouchent dans le tube digestif » et croient « par conséquent à leur fonction digestive ». Lankester ne précise pas, mais Claparède leur attribue la fonction spéciale de sécréter des « pierres de trituration » dans le gésier.

Darwin objecte que la fonction de pierres de trituration, naturellement évidente, ne peut être le rôle unique de la sécrétion de ces organes spéciaux puisqu'elle est assurée amplement par la nature des aliments et il conclut que ces glandes possèdent deux fonctions : 1° et avant tout une fonction d'excrétion; 2° la fonction digestive de neutraliser les acides de l'humus et des sucs digestifs.

Partant de ces affirmations théoriques de Darwin, Harrington a essayé de les étayer sur des faits d'expérience et pour cela il a étudié d'une façon fort intéressante les variations de la sécrétion des « glandes calcifères » sous l'influence des variations du régime alimentaire. Pour cela il a cherché à vérifier d'abord le rôle d'excrétion (mais il l'a compris dans le sens du mot : excrétion de carbonate de chaux) et pour cela il a recherché si une nourriture de carbonate de chaux pur augmentait la sécrétion des « glandes

calcifères » ; cela nécessitait de distinguer le carbonate de chaux sécrété du carbonate de chaux pris comme nourriture. Pour cela, il donnait comme nourriture du carbonate de chaux cristallisé en petits rhomboédres facilement distingués des productions sphéroïdales des « glandes calcifères ». (On obtient ces cristaux en précipitant le carbonate de soude par le chlorure de calcium.) Nous avons pu contrôler cette expérience d'Harrington et confirmer ses résultats. Les vers absorbent très avidement cette nourriture spéciale, mais la production de calcaire par les glandes de Morren n'en est pas augmentée, au contraire peut-être. Les sphérocristaux semblent plutôt un peu moins abondants sans que la différence soit très sensible. Mais les cellules de l'organe de Morren semblent plus hypertrophiées, l'organe de Morren est plus distendu. Nous sommes sur tous ces points en complet accord avec Harrington, mais nous différons quant aux conclusions. Harrington en effet croit pouvoir déduire de l'observation de ces phénomènes que l'organe de Morren *n'est pas un organe d'excrétion* puisqu'une nourriture surabondante en carbonate de calcium a plutôt tendance à diminuer « l'excrétion du carbonate » et à provoquer sa mise en réserve dans les glandes de Morren.

Nous croyons devoir donner au phénomène une tout autre interprétation. Nous avons été amené au cours de cet exposé à mettre en évidence la faible résistance du tissu propre de l'organe de Morren au contact des acides, destruction qui nécessairement s'ébauche continuellement au contact des acides de l'humus. La nourriture parfaitement neutre presque basique que constituent les cristaux rhomboédriques de carbonate de chaux devait naturellement favoriser le plein épanouissement des cellules de l'organe de Morren. Les cristaux de carbonate de chaux formés dans l'organe de Morren sont poussés vers le diverticule de Perrier par les contractions antipéristaltiques de la couche musculaire périphérique. Les concrétions s'agglomèrent et constituent des nodules qui ne s'éliminent que très difficilement en provoquant de fréquentes déchirures. Evidemment les acides de l'humus désagrégeant ces concrétions facilitent ces excrétions. C'est pourquoi inversement une nourriture parfaitement neutre facilite leur rétention.

Harrington, après avoir conclu négativement au sujet du rôle excréteur des glandes calcifères, a appliqué la même méthode au rôle digestif en fournissant aux Lombrics une nourriture très acide. Nous avons pu constater comme lui que, tout d'abord, le nombre de concrétions calcaires dans le tube digestif augmente, pendant que le tissu de l'organe de Morren s'affaisse, puis l'expulsion des concrétions s'arrête. Harrington en a naturellement déduit l'évidence du rôle digestif neutralisant des glandes calcifères. Nous y voyons simplement l'effet chimique des acides désagrégeant les concrétions calcaires, facilitant leur expulsion, et détruisant une grande partie des tissus propres de l'organe de Morren : destruction que nous ne pouvons pas considérer avec Harrington comme la conséquence physiologique de l'épuisement par hypersécrétion de l'assise secrétante, mais que nous considérons simplement comme la conséquence de l'action directe des acides sur les cellules, suivant le processus déjà observé sur les mêmes tissus morts fixés, au cours des manipulations histologiques.

Il n'est donc possible de tirer aucune conséquence physiologique des expériences d'Harrington. Elles constatent simplement l'action des acides : 1° sur les concrétions calcaires ; 2° sur les cellules fragiles de l'assise propre de l'organe de Morren. Nous avons exposé au début de cette étude quelques expériences sans aucune valeur démonstrative mais qui nous avaient incité à considérer l'organe de Morren comme un appareil respiratoire. Nous pouvons maintenant mettre en évidence que l'étude anatomique, histologique et embryogénique, ajoutée à l'étude de la circulation, sans apporter aucun fait démonstratif précis, semble fortement en faveur de cette opinion.

Evidemment le seul fait patent jusque-là, la production de carbonate de chaux, ne semblait pas en rapport avec cette hypothèse. Mais M. Georges Bohn a bien voulu nous signaler qu'il avait très fréquemment observé l'excrétion de carbonate de chaux par les branchies des crabes au moment des mues. « A Arcachon, vers la fin d'octobre, des crabes littoraux se sont mis à absorber de notables quantités d'acide carbonique et à fabriquer en abondance des carbonates qui se sont accumulés dans le sang et les tissus et

qui ont été en quelque sorte excrétés par les branchies. Autour des filaments branchiaux, le calcaire se précipitait et l'eau d'expiration en était chargée. »

Donc l'excrétion de carbonate de chaux n'est pas incompatible avec la fonction respiratoire. Nous avons pensé alors que la production du carbonate de chaux pouvait bien être un mode d'excrétion de l'anhydride carbonique ainsi fixé; et M. E. de Ribaucourt, considérant cette hypothèse, nous fit observer que l'on pouvait considérer un tel mode d'excrétion de CO^2 comme un processus de résistance à l'asphyxie. En effet les vers dans les périodes de sécheresse s'enfonçant à de très grandes profondeurs dans des terres parfois glaiseuses se défendraient ainsi de l'auto-asphyxie par le CO^2 .

Cette hypothèse était en pleine contradiction avec la théorie de la sécrétion par la fonte cellulaire proposée par Harrington mais cette dernière nous paraît invraisemblable : car si en effet on comprend facilement la sécrétion par fonte cellulaire totale ou partielle lorsqu'il s'agit de sécrétions organiques se rapprochant plus ou moins de la composition des albuminoïdes; il semble peu probable que, comme le dit Harrington, « les granulations protoplasmiques se transforment peu à peu en cristaux de carbonate de chaux ». D'ailleurs Harrington lui-même était obligé de convenir, après sa longue description de la sécrétion par fonte cellulaire, que très souvent le CO^3Ca apparaissait dans les « cavités glandulaires » directement « comme s'il était passé du sang dans ces cavités ». Il donnait à ce phénomène le nom de « rapide osmose ».

Nous avons pensé que si ce phénomène de l'excrétion de CO^2 sous forme de CO^3Ca était un phénomène de la respiration normale du Lombric, il devait en résulter dans la terre une fixation constante de CO^2 et nous avons cherché à le vérifier par l'expérience suivante.

Nous avons recueilli vingt gros *Helodrilus* et une certaine quantité de la terre où ils vivaient. Cette terre bien tamisée, bien mélangée, fut divisée en deux lots de 500 gr. Dans l'un nous fîmes vivre les *Helodrilus*, l'autre fut gardé comme témoin. Chaque jour les deux lots furent arrosés de la même quantité d'eau distillée.

L'expérience fut arrêtée le 17^e jour parce qu'un des Lombrics sem-

blait souffrir et que nous ne voulions pas fausser les résultats par sa putréfaction.

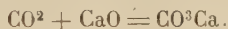
L'anhydride carbonique gazeux ayant été chassé par la chaleur pour ne retenir que le CO^2 fixé, les deux lots de terre furent bien desséchés et analysés avec soin, les résultats furent les suivants :

	Proportion p. 100 de CO^2
Lot de terre où avaient vécu les <i>Helodrilus</i>	3,275
Lot de terre témoin.....	0,994
Quantité de CO^2 fixé.....	2,281

Les 20 *Helodrilus* avaient donc fixé en dix-sept jours 11 gr. 50 de CO^2 .

Devant ces résultats nous avons essayé de déterminer le mode de fixation de CO^2 , tant au point de vue chimique qu'au point de vue physiologique.

Ainsi que nous l'a fort justement fait remarquer M. Lapicque, à la séance de la Société de Biologie où nous avons communiqué nos résultats, il n'existe pas de chaux vive dans le sol et on ne peut admettre la réaction :



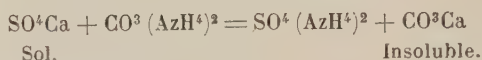
Aussi avons-nous essayé de déterminer les réactions chimiques possibles, en étudiant les variations du phénomène suivant les conditions de milieu.

Nous avons renouvelé plusieurs fois l'expérience et la proportion d'anhydride carbonique fixé a été des plus variables, quelquefois minime.

Nous avons fait un grand nombre d'expériences et pour les rendre plus faciles nous avons adopté pour le dosage du CO^2 le procédé suivant : nous introduisions un gramme de terre desséchée dans un uréomètre du commerce et nous dosions volumétriquement le CO^2 déplacé par un acide.

Nous avons constaté que l'addition de chaux vive à la terre où vivent les vers augmente naturellement cette fixation, tandis que l'addition de sels calcaires semble plutôt la diminuer, mais sur-

tout l'addition d'ammoniaque ou de sels ammoniacaux l'augmente considérablement, sans doute avec une réaction semblable à la suivante :



Or le carbonate d'ammoniaque se produit lui-même dans la terre où vivent les Lombrics, ne serait-il que la faible quantité produite par la décomposition de leur urée. Il se forme d'ailleurs dans le sol suivant bien d'autres processus. Nous avons ensuite recherché les différences qui pourraient exister entre les concrétions des différentes espèces de Lombrics et notre attention fut aussitôt attirée sur l'*Eisenia fætida* à cause de l'aspect spécial que revêtent souvent dans les coupes les cristaux de leurs « glandes calcifères ». La partie de l'organe de Morren qui correspond au 12^e segment semble envahie par une formation cristalline unique qui entoure l'œsophage. C'est un sphéro-cristal radié, composé de nombreuses aiguilles cristallines concentriques, l'œsophage le traverse par son centre comme un grain de chapelet.

Cet aspect, figuré par M. E. de Ribaucourt dans sa thèse de 1901, est du reste très inconstant et très instable, on ne peut le voir bien nettement que sur certains spécimens et il s'altère très rapidement.

On le rencontre plus fréquemment chez les *Eisenia* recueillis sur du fumier bien sec ; il faut les observer le plus rapidement possible sur des coupes traitées seulement par l'alcool à 90° parce qu'ils disparaissent très vite au contact des liquides aqueux.

Les cristaux disparaissent au bout d'un certain temps même dans une préparation montée au baume sec.

Nous avons donc étudié comparativement les concrétions de l'*Eisenia fætida*, de l'*Helodrilus trapezoides*, c'est-à-dire d'un ver du fumier avec un ver du sol ¹. Nous avons obtenu les résultats suivants :

1° Si on écrase dans une goutte d'eau acidulée les concrétions disséquées de l'*Eisenia fætida* et si on ajoute une solution saturée

1. M. E. de Ribaucourt a en effet mis en évidence que les espèces de Lombrics semblent invariablement toujours se trouver dans un sol de composition déterminée, les espèces variant avec la nature du sol.

de sulfate de cuivre, on observe la coloration bleue des sels d'ammoniaque.

Cette réaction se produit moins nettement avec les concrétions extraites de l'*Helodrilus trapezoides*.

2° Étude microchimique. Le carbonate de chaux traité par une solution légèrement chlorhydrique de chlorure de platine à 4 p. 100 cristallise à l'état de chloroplatinate de calcium en plaquettes cristallines maclées irrégulières.

Le carbonate d'ammonium traité de la même façon donne des cristaux octaédriques, cubiques, cubo-octaédriques fréquemment maclés, très réfringents.

Si on traite par le chlorure platinique les concrétions recueillies à sec de *Eisenia fetida*, des cristaux de chloroplatinate d'ammonium se déposent très rapidement en octaèdres très réfringents ; puis une minute ou deux après, on voit apparaître les cristaux en plaquettes irrégulières de chloroplatinate de calcium qui souvent se maclent autour d'un cristal ammoniacal pris comme noyau ; de telle façon que l'on observe des figures rappelant assez bien une amibe : le cristal calcaire dessinant des contours irréguliers en pseudopodes et le cristal ammoniacal le noyau plus réfringent.

Si on opère cette réaction sur des cristaux tirés de l'*Helodrilus trapezoides*, les cristaux cubo-octaédriques sont très rares.

Ainsi les mêmes organes, producteurs de CO_3Ca dans le sol, produisent du $\text{CO}_3(\text{AzH}^4)^2$ dans le fumier où la base dominante est l'ammoniaque.

Et cette différence n'est pas une variation spécifique, mais bien une conséquence physiologique du milieu, car :

1° On l'observe chez d'autres espèces vivant dans le fumier comme *Eisenia rosea*. Je n'y ai jamais observé les sphéro-cristaux radiés, mais les mêmes réactions microchimiques.

2° Si on inverse les conditions, c'est-à-dire si on fait vivre l'*Eisenia fetida* dans la terre végétale et l'*Helodrilus trapezoides* dans le fumier, au bout de quelques jours, on trouve une forte proportion de chloroplatinate d'ammoniaque dans les préparations faites avec l'*Helodrilus*, alors qu'il a presque complètement disparu chez l'*Eisenia*.

Le fait nettement établi que les Lombrics selon la base dominant dans le milieu où ils vivent produisent dans leur organe de Morren soit du carbonate de chaux soit du carbonate d'ammoniaque met nettement en évidence le rôle d'excrétion de CO^2 . Cela n'implique pas nécessairement que le CO^2 soit neutralisé au niveau même de l'organe de Morren. Il se peut que, comme sur les branchies des Crabes observés par M. Bohn, les carbonates se soient accumulés dans le sang et les tissus. La physiologie de la question n'en serait pas pour cela changée mais nous croyons plutôt, d'après les considérations histologiques énoncées plus haut, que le carbonate de chaux se forme surtout au niveau de l'assise de Morren et dans les cavités interlamellaires. Nous n'avons jamais trouvé de cristaux ni dans le sang, ni dans les autres tissus; il est bien évident cependant que le sang doit contenir une certaine quantité de bicarbonates. C'est d'ailleurs sous cette forme que le CO^2 est en général transporté des tissus vers l'organe respiratoire; il n'est pas impossible d'admettre qu'il soit directement excrété.

Nous avons recherché à mettre en évidence l'absorption d'oxygène dans l'organe de Morren. J.-B. Johnson et Sarah Waugh avaient déjà remarqué la différence de coloration qui existe entre le vaisseau dorsal et les vaisseaux ventraux, ces derniers étant d'un rouge beaucoup plus vif. Mais ils n'avaient voulu en tirer aucune conclusion au sujet d'une plus ou moins grande oxygénation de sang, parce qu'ils craignaient que cette différence de coloration observée à travers les téguments ne soit due à la différence même de coloration de ces téguments. En effet les téguments dorsaux présentent chez de nombreuses espèces une pigmentation brune violacée beaucoup plus sensible sur les téguments dorsaux que sur les téguments ventraux.

Mais lorsqu'on observe une vivisection, par exemple un Lombric présentant dans l'eau salée une courte incision dorsale et une courte incision ventrale, la différence de coloration du sang du vaisseau dorsal et du sang du vaisseau sus-nervien est manifeste. Le sang du vaisseau dorsal est brun violacé, celui du vaisseau ventral est d'un rouge vif. Une vivisection n'est d'ailleurs pas nécessaire à l'observation de ce phénomène il suffit de faire porter

l'observation sur des animaux jeunes dont les téguments non encore épaissis ne portent aucune trace de pigmentation : les vaisseaux y sont très apparents et la différence de coloration du sang y est manifeste.

Nous avons alors essayé de vérifier au spectroscopie soit à travers les téguments, soit sur des vivisections, soit sur des prises de sang pratiquées directement dans les vaisseaux dans une atmosphère inerte. Nous avons pendant plusieurs mois, avec mon ami Marius Lubin, créé des dispositifs appropriés pour puiser un renseignement sur l'état de l'hémoglobine dans le vaisseau dorsal, le vaisseau ventral et les vaisseaux latéraux. Mais soit faute d'habileté, soit faute d'instruments assez précis, nous ne sommes pas parvenus à obtenir un résultat positif quelconque. Nous n'avons jamais eu de micro-spectroscope à notre disposition.

D'ailleurs, nos expériences nous eussent-elles conduit à un résultat, qu'il eût été difficile d'en tirer une conclusion formelle. En effet, si la plus grande partie du sang traverse dans sa révolution l'organe de Morren, cela n'est pas vrai pour la totalité. La différence entre le vaisseau dorsal et le vaisseau ventral n'établirait pas définitivement que l'oxygénation se fait au niveau de l'organe de Morren ; étant donné la complexité de la circulation, la différence entre le vaisseau dorsal et les latéraux eux-mêmes ne permettrait pas de conclure puisque les latéraux reçoivent du sang non seulement de l'organe de Morren, mais aussi des régions respiratoires spécialisées des téguments.

Du reste la différence indéniable de coloration nous paraît suffisante pour affirmer que les latéraux surtout et le ventral contiennent une beaucoup plus forte proportion d'oxyhémoglobine que le dorsal.

On peut aussi tirer des renseignements très importants de l'inspection des coupes. En ayant soin de les traiter par la méthode ci-dessous indiquée on relève en effet de grandes différences de coloration entre le sang artériel et le sang veineux. Ces différences peuvent être obtenues chez tous les animaux à sang rouge et par exemple sur des branchies de têtards ou de poissons.

Nous avons fixé nos pièces par le fixateur de Bouin. Il est natu-

rellement nécessaire pour qu'il y ait différence accusée de la coloration du sang que l'animal soit fixé vivant et que la fixation soit très rapide, ce qui exige d'opérer sur des animaux de très petite taille et de faciliter par tous les moyens possibles la pénétration du fixateur. Il faut en effet que la coagulation du sang dans les vaisseaux par le fixateur précède pour ainsi dire la mort ou tout au moins la cessation de la respiration de l'animal, c'est-à-dire qu'elle en soit la cause.

Cette condition rend l'expérience délicate et difficile à réaliser. Elle ne réussit bien en général que lorsqu'on opère sur des organes respiratoires parce que l'absorption y est intense.

Lorsqu'on opère sur les Lombrics, contrairement à ce que nous avons indiqué pour l'emploi du liquide de Bouin dans la fixation de l'organe de Morren en vue de son étude histologique, il faut employer le liquide de Bouin pur; le bichlorure de mercure alcoolique à 1, 2 ou même 5 p. 100 réussit également mais moins bien. On facilite la pénétration du fixateur en pratiquant des incisions assez nombreuses qui intéressent non seulement les téguments mais l'œsophage en avant de l'organe de Morren et l'estomac en arrière.

Les résultats sont moins constants chez les Poissons parce que l'hémoglobine n'est plus, comme chez les Lombrics, dissoute dans le plasma.

Mais le liquide de Bouin à l'avantage de laquer plus ou moins les globules rouges, et on obtient ainsi néanmoins de bons résultats, l'absorption par les branchies des Poissons étant très intense.

La fixation réussie, il faut encore observer les précautions suivantes :

Ne pas inclure dans la paraffine, car en chauffant les pièces la différence de coloration disparaît. L'inclusion au collodion ne donne pas non plus de très bons résultats. Nous n'avons pas essayé l'incision à la gomme. Le meilleur procédé consiste à ne pas inclure et à faire des coupes par congélation.

Le mieux est de prendre des pièces directement dans le liquide fixateur, de les laver rapidement dans l'alcool à 30° et de les congeler immédiatement. L'acide picrique donne naturellement une

teinte jaune qui persiste, il a des inconvénients dans la conservation des coupes, mais les résultats sont moins nets après vingt-quatre heures de séjour dans l'alcool à 30°.

On peut sans inconvénient colorer les coupes à l'hématéine ou au bleu de méthylène, mais l'éosine, le carmin donnent au caillot sanguin une teinte rose uniforme qui efface la différence de coloration.

Il est impossible de monter ces coupes au baume de Canada, l'alcool absolu et plus encore le xylol les altèrent ; il faut les monter à la glycérine. Enfin elles s'altèrent à la longue et la différence de coloration s'efface peu à peu et est à peine visible au bout d'un an.

La différence de coloration très nette sur une préparation fraîche est la suivante : le sang où domine l'hémoglobine réduite est rouge brun, le sang où domine l'hémoglobine est gris rosé avec des reflets nacrés argentins.

Or, cette différence de coloration on la retrouve non seulement entre les vaisseaux afférents et efférents de l'organe de Morren, mais aussi entre les sinus sanguins internes et externes de cet organe.

Sur des coupes préparées suivant la technique précédemment indiquée, les sinus sanguins externes en rapport avec les vaisseaux afférents sont occupés par du sang visiblement rouge brun, les sinus sanguins internes sont occupés par une masse gris rosée à reflets noircis, le sang a visiblement changé de coloration en traversant les lamelles branchiales de l'organe de Morren¹.

L'organe de Morren est donc le siège d'un dégagement de CO² et d'une absorption d'O qui se manifeste visiblement par un changement caractéristique de la coloration du sang. L'organe de Morren est donc un appareil respiratoire, un appareil branchial.

1. Voir la planche page 105.

VIII

CONCLUSIONS.

Les Vers respirent par deux processus distincts :

1° Ils ont une respiration cutanée assez intense mais certainement entravée par l'épaisseur de l'épiderme et surtout de la cuticule qui le recouvre. La respiration cutanée semble plus intense au niveau de trois paires de régions différenciées qui occupent les segments 8, 9, et 10. Ces régions sont spécialement vascularisées et capillarisées ; l'épaisseur de l'épiderme et de la cuticule y est considérablement réduite.

2° Les Lombrics respirent par des branchies internes.

Les organes autrefois décrits sous le nom de glandes digestives de Morren constituent en réalité une chambre branchiale périœsophagienne ; il s'agit d'un véritable manchon œsophagien communiquant avec l'œsophage à ses deux extrémités par deux paires d'orifices. Ce manchon creusé dans le tissu conjonctif qui sépare l'épithélium œsophagien de la couche musculaire produit un rétrécissement de l'œsophage qui force l'eau à les traverser.

Des mouvements musculaires continuels aspirent et chassent l'eau dans une chambre œsophagienne, située en avant de l'organe de Morren.

Cet organe est occupé par de très nombreuses lamelles branchiales à direction antéropostérieure et plus ou moins rayonnées autour de l'œsophage.

Primitivement, chez l'embryon comme dans les types ancestraux, la chambre périœsophagienne revêt une forme à peu près régulière, cylindrique. Mais chez les types plus évolués ou plus âgés elle subit, par suite de l'extension du volume qu'elle tend à prendre, une constriction marquée par l'insertion des dissépiements. Comme l'organe respiratoire de Morren occupe les

segments 11, 12, 13 et 14 il tend à se produire entre les dissépiments 4 paires de saillies. Ces saillies ne sont pas annulaires mais latérales, l'organe tendant plus à s'étendre latéralement. Et ce sont ces saillies externes qui ont incité les précédents auteurs à croire à l'existence de 4 paires de glandes digestives.

L'insertion des dissépiments semble chez les types évolués pénétrer l'organe de Morren et les lamelles branchiales sont en quelque sorte soutenues par un arc de tissu conjonctif, véritable ébauche d'arc branchial.

La paire postérieure d'orifices est à peine visible, mais la paire antérieure est profondément marquée d'un diverticule, invaginé de l'œsophage, et qui est probablement l'origine embryogénique de l'organe branchial tout entier.

Les lamelles branchiales sont constituées par une membrane formée de 2 feuillets entre lesquels circule une nappe sanguine. Chaque feuillet est lui-même constitué de deux assises, l'endothélium vasculaire et l'épithélium branchial.

Deux sinus sanguins en rapport avec la nappe sanguine bordent la lamelle : les sinus externes sont de forme irrégulière, les sinus internes cylindriques.

L'assise épithéliale se multiplie par amitose et par division cellulaire dans un même plan.

Tout le sang de la région postérieure du corps est ramené vers la région antérieure par le vaisseau dorsal, contractile. Au niveau de l'organe branchial de Morren le vaisseau dorsal se continue vers l'avant, mais son volume devient minime, tandis que la presque totalité du sang qu'il contenait passe dans les sinus externes de l'organe branchial par de nombreuses branches. Des sinus externes, il passe dans les sinus internes par l'intermédiaire des lamelles branchiales où il subit l'hématose et continue sa course vers l'avant par trois voies, les deux vaisseaux latéraux et le tronçon antérieur du dorsal; de là, par l'intermédiaire des cœurs latéraux ou des systèmes capillaires antérieurs, il retourne vers l'arrière par les vaisseaux périnerviens.

L'hématose qui a pour siège les lamelles branchiales s'affirme par

ce fait que le sang en passant des sinus externes dans les sinus internes change visiblement de coloration.

Ce dégagement de CO^2 , deuxième temps du phénomène respiratoire, se traduit par la formation de CO^3Ca dans l'organe lui-même.

La production de CO^3Ca constitue accessoirement un mécanisme de défense contre l'intoxication par l'anhydride carbonique dans les galeries souterraines; il constitue aussi un processus de défense contre l'intoxication alcaline. D'ailleurs chez les vers de fumier, on trouve parmi les concrétions calcaires une forte proportion de carbonate d'ammoniaque, que l'on peut obtenir de toutes les espèces transposées sur le fumier; l'addition de sels ammoniacaux au sol augmente considérablement la production de CO^3Ca .

Nous bornerons le présent travail à ces considérations, nous réservant dans un travail ultérieur portant sur l'anatomie comparée de tirer toutes les conséquences de cette thèse. Nous avons l'intention d'apporter ici un court appendice sur ces considérations; mais nous envisageons aujourd'hui un travail beaucoup plus étendu, d'une portée tout autre et dont l'achèvement exigera sans doute plusieurs années.

Mais nous tenons dès maintenant à rapprocher l'organe respiratoire des Lombrics, des glandes en T des Scyllidiens, et surtout de la corbeille branchiale de l'*Amphioxus*.

Les glandes en T des Scyllidiens, qui ont toujours été considérées comme respiratoires, sont situées dans l'épaisseur de l'œsophage comme l'organe branchial de Morren. Mais leur structure ne permet pas de les rapprocher de cet organe.

Au contraire la corbeille branchiale de l'*Amphioxus* peut être rapprochée de l'organe branchial de Morren : par sa forme, par sa situation, par sa fonction et enfin par son aspect histologique. Un coup d'œil jeté sur une coupe passant par la corbeille branchiale de l'*Amphioxus* évoque aussitôt le souvenir des coupes passant par l'organe de Morren.

BIBLIOGRAPHIE

1767. LINNÉ (C.). — *Syst. Nat.*, XII, 1767.
1818. HOME. — *Ueber den Kreislauf des Blutes in der Classe Vermes*, Iis 1818, Heft V.
20. LEO JULIUS. — *Dissertatio inauguralis de structura Lumbrici terrestres*, Regiomonti.
20. SAVIGNY. — *Système des Annelides*, Paris, 1820.
22. DELLE CHIAJE. — *Animali senza vertebre*, t. III, 1822.
23. DELLE CHIAJE. — *Memorie sulla storia e Anatomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli*, Napoli, 1823.
26. MORREN (G.). — *Descriptio structuræ et expositio historiæ naturalis Lumbricus vulgaris sive terrestres*, 1826.
26. SAVIGNY (J.-C.). — Analyse, etc., *Mémoire de l'Académie R. des Sciences de l'Institut de France*, 1826.
28. DUGÈS (A.). — Recherches sur la circulation, etc., *Ann. Sc. nat.*, 1^{re} série, t. XV, 1828, 1837.
31. GRUBE. — *Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer*, Königsberg, 1831.
35. HENLE (F.-G.-J.). — Ueber die Gattung Bronchiobdella und die Geschlechtstheile bei Anneliden, *Muller Archiv*, pp. 574-608, 1835.
37. DUGÈS. — Annelides abranches sétigères, *Annales des Sc. nat.*, série II, t. VIII, 1837.
37. MILNES EDWARDS. — Recherches pour servir à la circulation du sang chez les Annelides, *Ann. des Sc. natur.*, 2^e série, t. X, 1837.
38. DUGÈS. — Annelides abranches sétigères, *Annales des Sc. natur.*, série II, t. X, 1838.
38. SAVIGNY. — *Hist. des Progrès des Sc. nat.*, t. IV, p. 7-17, Paris, 1838.
38. MILNES EDWARDS. — Circulation chez les Annelides, *Annales des Sc. nat.*, série II, t. X, 1838.
42. HENLE (F.-G.-J.). — *Mullers Archiv*, pp. 238-280, 1842.
42. HOFFMEISTER (W.). — De vermibus quibusdam, etc., *Dissertatio inauguralis*, 1842.
43. HOFFMEISTER (W.). — Beiträge zur Kenntniss deutscher Landanelliden, *Erichson Arch. Naturg.*, t. IX Jahr., p. 183-192, tab. IX, 1843.
45. HOFFMEISTER (W.). — *Die bisjetzt bekannten Arben aus der Familie der Regenwürmer*, Braunschwig 1845.
47. BLANCHARD. — Sur l'organisation des vers, *Annales des Sc. nat.*, série III, t. VII, 1847.
48. BLANCHARD. — Recherches sur l'organisation des vers, *Annales des Sc. nat.*, série III, t. X, 1848.
49. LEYDIG. — Zum Circulations und Respirations system von Nephelis und Clepsine, *Bericht. der Königl. zootom. Aust. zu Wursburg*, Leipzig, 1849.
51. GRUBE. — *Die Familien der Anneliden*, Berlin, 1851.
51. LEYDIG. — Anatomisches über Branchellion und Pontobdella. *Zeitschr. für Wiss. Zool.*, Bd. III, 1851.
51. WILLIAMS (Th.). — Report on the british Annelida, *Rep. of the Brit. Assoc. for the Adv. of the Sci.*, 1851.
52. GEGENBAUR. — Ueber die Sog. Respirations organe des Regenswürmer, *Zeit. f. w. Zool.*, t. IV, 1852.
52. WILLIAMS. — *Report on the British Annelida*, London, 1852.

56. HERRING (E.). — Zur Anat. und Physiolog. der Generationsorgane, *Zeitschr. wiss. Zool.*, Bd. VIII, 1856-1857.
56. WILLIAMS. — *Structure and Homology of the Reproductive Organs of the Annelida*, 1856.
58. MILNE EDWARDS. — *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. III, Paris, 1858.
- 57-58. UDEKEM (D'). — Nouvelle classification, *Mém. de l'Acad. des Sc. de Belgique*, 1858.
- 60-62. CLAPARÈDE (ED.). — *Recherches anatomiques*, Genève, 1860 et 1862.
62. CLAPARÈDE. — *Mém. de la Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève*, t. XVI, 1862.
63. UDEKEM (M.-D. D'). — Mémoire sur les Lombriciens, 1^{re} partie, *Mém. Acad. R. de Belgique*, 1863, *Dev. du Lombric*, *Ibid.*, 1857.
64. LANKESTER (RAY.). — On the Anatomy of the Earthworm, *Quart. Journ. Microsc. Science*, 1864.
65. LANKESTER (E.-RAY.). — *Anatomy of the Earthworm thier Soc.*, London, vol. XII, p. 258; 65 p. 7; 66 p. 99, 1863.
65. LEIDIG. — Ueber den Phraeocytes, *Arch. f. mikrosk. anat.*, t. I, 1863. Ueber die Abnali den Gattung, *Müllers Archiv.*, 1865.
65. QUATREFAGES. — *Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce*, 1865.
67. LANKESTER (RAY.). — *A contribution to the Knowledge of the Lower Annelides Transactions of the Lumeau Society*, vol. XXVI, 1867.
67. UDEKEM (D'). — Sur le développement du Lombric terrestre, *Mém. de l'Acad. royale de Belgique*, 1867.
67. VAILLANT. — *Annelides*, suites à Buffon III, 1^{re} partie, Paris, 1867.
69. CLAPARÈDE (E.-R.). — Histologische Untersuchungen über den Regenwurm, *Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XIX, pp. 563, 624, taf. 43, 48, 1869.
70. VAILLANT. — Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdella, *Annales des Sc. nat.*, série XIII, 1870.
71. EISEN (G.). — Beitrag Skandinaviens oligochaetfauna I Terricolæ, *Oefversigt. af. k. Vehenskaps. Akad.*, Verhandlungen, 1870, n° 10, p. 953, 971, Stockholm, 1871.
71. KOWALEWSKY (A.). — Embryologische Studien an Wurmer und Arthropoden, *Mém. Acad. Imp.*, St-Peters., sér. 5, t. XVI, 1871.
71. LANKESTER (RAY.). — Outline of some observations of Oligochaetons Annelides, *Ann. and Magazine of nat. hist.*, vol. 1, 1871.
72. PERRIER (EDM.). — Recherches pour servir à l'histoire des Lombriciens terrestres, *Nouv. Arch. du Mus. d'Hist. nat.*, t. XIII, 1874.
72. PERRIER (EDM.). — Organisation des Lombriciens terrestres, *Arch. de Zool. Exper. et Gen.*, t. III, p. 331-350, 1874.
73. CLAPARÈDE, *Recherches sur la structure des Annelides sédentaires*, Genève, 1873.
73. EISEN (G.). Om nagra artiska oligochaeter, *Ibid.*, 1872, Stockholm, 1873.
73. PERRIER. Étude sur un genre nouveau de Lumbriciens genre Plutellus, *Arch. de Zool. expér.*, t. II, 1873.
74. EISEN (G.). — Om Skandinaviens lumbricider, *Ibid.*, 1873, Stockholm.
74. PERRIER (EDM.). — Histoire naturelle du Dero obtusa, *Arch. de Zool. exp.*, t. I, 1874.
74. PERRIER (EDM.). — Sur ... Urochaeta et Perichaeta, *Comp. rend. Acad. Sc. Paris*, 1874.
75. EISEN. — Beitrag til kannedom om New Englands och Canadas lumbricider, *Ibid.*, 1874.
76. HATSCHKE. — *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden*, Wiener Sitzungsberichte, Bb. LXXV, 1876.
- 76-79. VEJDOWSKY. — *Beiträge zur vergleichenden anatomie der Anneliden Prag*.
78. KLEINENBERG. — *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides*, Napoli, 1878.
78. LANKESTER (E.-RAY.). — The Red Vascular Fluid of the Earthworm a Corpusculated Fluid, *Quart. Journ. Our. Sc.*, vol. XVIII. p. 67.
78. FREDERICQ (LÉON). — *Arch. de Zool. Expér.*, t. XII, p. 394, 1878.
78. POVER D'ARCY. — On the Endothelium of the Body Cavity and Blood Vessels of

- the Common Earthworm, *Quart Journ. Micr. Sci.*, vol. XVIII, pp. 168-161, 1878.
78. ROLLESTON (G.). — The Vascular System of Branchiobd and the Blood Corpuscles of the Earthworm, *Journ. of Anat. and Phys.*, 1878.
79. KLEINENBERG (N.). — The developpement of the Earthworm *Lumbricus Trapezoïdes*, *Quart. Journ. of microsc. Sc.*, t. XIX, 1870.
80. BLOOMFIELD. — On the development of the spermatozoa, Part. I. *Lumbricus*, *Quart. Journ. of microscop. Sc.*, 1880.
80. OERLEY (L.-A.). — *Magiarorszagi oligochaeták Faúnája Akad. mat. Termesztud. Kozlemenyei*, XVI, Hótel 1880, Budapest.
80. OERLEY (L.). — Beiträge zur *Lumbricus* Fauna der Barbaren, *Zool. Anz.*, Jahrg., n° 84, 1880.
81. DARWIN (CH.). — *Formation of Vegetalle Mould*, 1881.
81. PERRIER. — Étude sur l'organisation des Lombriciens terrestres, *Arch. de Zool. experim.*, t. III et t. IX, 1881.
82. FRAISSE (P.). — Ueber Spermatophoren bei Regenwurm, *Arb. de Zool. Inst.*, Wurtzburg, vol. XVIII, 1882.
82. ROSA (D.). — *Descrip. die due ni lumbrichi att. acad. di Torino*, vol. XVIII, 1882.
83. BEDDARD. — Note on some Earthworms from India, *Transactions of the royal society of Edimburg*, vol. XXX, 1883.
83. LEVINSEN (G.-M.-R.). — Systematisk geografik Oversigt over der nordist. *Annulata Vidensk Medel. den natur.*, Floren i Kjobenhavn, 1883.
84. KUENTHAL (WILLY). — Ueber die Lymphordenzellen der Anneliden, *Gen. Zeit. f. Naturw.*, Bd. XVIII, p. 319, 1884.
84. ROSA (D.). — *Lumbricidi del Piemonte*, 54 pages, Torino, 1884.
84. VEJDovsky (F.). — *System und Morphologie der Oligochaeten*, Prag., 1884.
85. JACQUET (MAURICE). — Recherches sur le système vasculaire des Annelides, *Mussh. aus. d. Zool. Stat. zu Naepel*, Bd. XI, p. 297, 1885.
85. JACQUET (MAURICE). — *Sur le système vasculaire des Annelides*, thèse génér., 1885.
85. JACQUET (MAURICE). — *Recherches sur le système vasculaire des Annelides*, Genève, 1885-86.
85. OERLEY (L.-A.). — *Palearktikus öoben elo sumkoliknah revisioja es etterjedese Ertekezerek A termeszsudsmanyok Körböl*, XV, Kötet, Budapest, 1885.
86. ROSA (D.). — Nota prelemenare sul *Cridrilus lacuum*, *Boll. dei mus. di Zool. U. di Torino*, vol. I, n° 15, octobre 1886.
86. ROSA (D.). — Note sui lumbrici del Veneta atti del R. *Istituto veneto di Scienza*, etc., IV, ter VI Venezia, 1886.
86. ROSA (D.). — Bolletino del museo di Zoologia ed anatomia comp. dell Università di Torino. *Nombreux articles*, 1886-1900.
86. UDE (H.). — Ueber di Ruckenporen, etc., *Zeitschr. f. Wissensch. Zool. B.*, XVIII, 1886.
87. BENHAM. — Studies on Earthworms, *Quart. Journ. of microsc. scien. w. d.*, vol. XXVII, 1887.
87. EISIG (H.). — Monographie der Capitellidae Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XVI. *Monographie*, 1887.
87. PERRIER (Ed.). — *Traité de Zool.*, Paris, 1887.
87. SÁLENSKY. — Etude sur le développement des Annelides. *Arch. de Biol.*, t. XI, 1887.
87. VOGT CARL et EMILE YUNG. — *Anatomie comparée pratique, Oligochètes*, Genève, 1887-1888.
88. COLLIN. — *Criodrilus*, *Zeitschr. f. wissench. Zoologie*, Ad., XLVI, 1888.
88. ROSA (D.). — Sul *Criodrilus lacuum*, *R. Acad. delle Scienze di Torino*, vol. XXXVIII, 1887.
88. SPENCER (B.). — The Anatomy of *Megascolides australis*, *Trans. Roy. Soc. of Victoria*, vol. I, 1888.
- 88-92. VEJDovsky (S.). — *Entwickelungs geschichtliche Untersuchungen*, Prag, 1888-1892.
80. CATTANEO (J.). — Sulla morfologia delle cellule amebeide, *Bull. Scientifico*, Paris, 1889.
89. KULAGHIN (N.-M.). — Ueber einige in Europeanischen Russland, *Bull. Acad. Sci. Saint-Petersbourg. N. S.*, t. XXXIII, n° 2, 1889.

89. MICHAELSEN (W.). — *Oligochaeten des Natur histor. Museum in Hamburg I, Jahrbuch der Hamburg Wits., An. VI, 1889.*
89. WILSON (EDM. B.). — Embryologie of the Earthworm, *Journ. of Morph.*, vol. III, 1889.
90. BENHAM (W. B.). — An attempt so dass ify Earthworms calciferous Gland. Résumé, *Quart. Journal Micr. Sci.*, vol. XXX, p. 217, 1890.
90. MICHAELSEN (W.). — Die Lumbriciden Deutschland, VII, 1890.
90. MICHAELSEN (W.). — Die Lumbriciden Mecklenburgs Vereinsd. *Freunde der Natury im Mecklenb.*, Jahrg., 1890.
90. MICHAELSEN (W.). — *Olig. d. nat. mus. in Hamburg, III, 1890.*
90. ROSA (D.). — Terrecoli Argent raccolt. D. C. Spegazzin am mus. civico *Dist. natur.*, Genova, ser. 2, vol. IX, 1890.
91. BEDDARD (F.-E.). — The classification and distribution of Earthworms *Proc., R. Physic. soc. Edimburg session, 1889-1890. Edimburg, 1891.*
91. BENHAM (W.-B.). — The Nephridium of Lumbricus and its-Blood Supply, *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXX, p. 293, 1891.
91. BOURNE (A.-G.). — On Megascolex cœrulus and a theory of the Course of the Blood in Earthworms. *Quart Journ. Micr. Sc.*, vol. 32, p. 49.
91. CUENOT. — *Étude sur le sang et les glandes lymphatiques*, 2^e partie, vol. I, Invertébrés, 1891.
- 91-00. FRIEND (H.). — Mémoires dans les journaux scientifiques anglais, 1891-1900.
91. MICHAELSEN (W.). — Die Terricolen fauna der Azoren, *Abandhlungen der natur. Vereins*, im Hamburg, Band XI, Heft 2, 1891.
91. MICHAELSEN (W.). — Terricolen den Berlin Zoolog. Sammlung, I, *Arch. f. naturg. Jahrg.*, 1891.
91. MICHAELSEN (W.). — *Olig d. nat. Mus. im Hamburg IV, Jahrb. d. Hamb. Wiss. Aussalten*, VII, 1891.
92. MICHAELSEN (W.). — *Id.*, part. II, *Ibid.*, 1892.
92. NUSBAUM. — Zur Kenntnis der Wurmerfauna und Crustacen fauna Polens, *Biolog. Centralblatt*, Bd. XII, n° 2, 1892.
93. FRIEND. — *On some new wish Earthworms*, Dublin « Proceedings », 1893.
93. ROSA (D.). — Revisione dei Lumbricidi. *Memorie della R. Accademia delle Scienze di Torino*, 1893, Serio secondo, t. XVIII.
94. ACHERTON LEWIS. — The Epidemics of the Turbitese rioulorum Lamarek with Especial Reference to its nervous Structures. *Anal. suz. Bd. 16*, pp. 497, 509, 1894.
94. BEDDARD. — Some new or little known Oligochaete, *Proc. Roy. Pys. Soc.*, Edimburg, XII, 1892-1894, p. 30-45.
94. BOURNE (A.-G.). — Moniligastrer grandis. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XXXVI, p. 307, 1894.
94. BEDDARD (F.-E.). — Oligochaeta, of tropical Eastern Africa Calciferous Glands, p. 254. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, vol. XXXVI, p. 204, 1894.
94. BEDDARD. — Oligochaeta of tropical Eastern Africa Calciferus Glands, p. 254. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXXVI, p. 204, 1894.
94. HENSCHER. — Untersuchung von Teichen un Gebiete des Saint-Gallen Schweiz, *Fischerenzeitung*, II, 1894.
95. BEDDARD (F.-E.). — *Monograph of the Order of Oligochaeta Oxford*, 1893.
95. HENSCHER. — Der Sempachersee und seine Fischererhältnisse Schwerischerische Fischereinzeitung, III, 1893.
95. MICHAELSEN. — Zur Regenwurmfauna von Florida und Georgia, *Zoolog. Jahrbuch. Abteslung f. Systematik*, VIII, 1895.
95. MOORE (H.-F.). — Structure of Bimas tos palustris. *Journ. of Morph.*, vol. X, p. 473, 1895.
95. RIBAUCOURT (DE). — Étude sur la faune lombricide de la Suisse. *Revue suisse de Zoologie*, IV, 1886, *Dissert.*, Berne, 1895.
96. BRETSGHER. — Die Oligoschen von Zurich, *Revue suisse de Zool.*, t. III, 1895-96.
96. DJELMID MEHMED. — Untersuchungen uber den Emfluts der Regenwürmer auf die Enswicklung der Pflanzen. *Diss.*, Halle a. S., 1896.
96. EISEN. — Pontoscolex Lelljeborgi, *Academy of Sciences*, San Francisco, 1896.

- 95-96. EISEN (G.). — *Memoires Cal. Acad. Sci.*, vol. II, n° 3, 5.
96. HARRINGTON (N.-R.). — Observations on the Lime gland of the Earthworm, 1896.
96. HARRINGTON (N.-R.). — Observations on the Lime Gland of Lumbricus, *Trans. N. Y. Sci.*, Feb. 7, 1896; also *Anat. Anz.*, Bd. XI, n° 28, p. 696.
96. HESCHELER. — Ueber Regenerationvorgänge bei Lumbriciden, *Dissert.*, Gena, 1896.
96. ROSA (D.). — Les lymphocytes des Oligochètes, *Archives italiennes de Biologie*, 1896.
96. UDE. — *Hambürger Malgathaensische Sammebreise, Enchytraeiden*, Hamburg, 1896.
97. BOS RITZEMA. — Notice scientifique sur les Lombricides, *Bulletin scientifique de France et de Belgique*, Paris, t. XXX, 1897.
97. CUENOT. — Etudes physiologiques sur les Oligochètes, *Arch. Biol.*, t. 13, pp. 79, 124, 1897.
97. FUHRMANN. — Recherches sur le faune des lacs alpins du Tessin. *Revue Suisse de Zoologie*, IV, 1897.
97. FRIEND. — Earthworms Studies. *The Zoologist*, London, 1897.
97. MISBAUM ET JEAN RAKOWSKY. — Anatomie des Ruckengefässes, biolog., *Centralblatt*, 1897.
97. PERRIER (E.). — *Traité de Zoologie*. Paris, Masson, 1897.
97. RIBAUCCOURT (E. DE). — Notice physiologique, sur les Lombricides. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*. Paris, t. XXX, 1897.
98. MICHAELSEN. — Organisation eipigen neuer oderwenig bekannter Regenwürmer von Westinchen und Sudamerik, Iena, 1897.
98. BOHN GEORGES. — De l'absorption de l'anhydride carbonique par les Crustacés décapodes. Des variations des échanges gazeux chez les Crustacés décapodes. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.*, 5 novembre 1898, p. 1008 et 1011.
98. EISIG, HUGO. — Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden Mitsh. aus d. *Zool. Stat. Zu Neapel*, Bd.. XIII, Heft, 1 und 2.
98. FROND. — *Earthworm studies oviposition and Emor* « *Zoologist* », London, 1898.
98. GIARD. — La Calcification hibernale. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.*, 5 novembre 1898, p. 1013.
98. VERNON. — *The relation between marine annule a vegetable life Mittheilungen aus der Zool. Station Neapel*, 1898.
99. BENHAM. — An Astemph to clarrify Earthworm Calciferous Glands. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, vol. XXXI, p. 207, 1899.
99. HARRINGTON. — Calciferous glands of Earthworms. *Journal Morphol.*, vol. 5, suppl. p. 105.
99. BOHN (GEORGES). — De l'importance de l'ammoniaque comme facteur étiologique. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.*, 4 novembre 1898, p. 281.
99. BRETSCHER. — Breitg z. Kenntnis der Oligochaeten fauna der Schweiz, 1899. *Inaugural dissertation*. Zurich, 1899.
99. PITZORNO (MARC). — Sull. apparat. Circ. d'Hormogaster, etc., *Monitor Zool. Italiano*, t. X, 1899.
99. RIBAUCCOURT (E. DE). — Communication à l'Académie des Sciences du 19 juin 1899 sur les glandes de Morren.
99. WILLEMD-MUND (VICT. ET ACHILLE). — Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le lombric. *Libre jubilaire Van. Bambi-Ri*. p. 201, 222 et 899.
1900. BERGH (R.-S.). — Beiträge zur vergleichender histologie II. Über der Ban gehäfte bei den Anneliden Erste *Mitturlung Anat. Erse Band*, 14, p. 379-407, 2 t. 1900.
1900. BRETSCHER. — Mitteilungen uber die Oligochaeten der Schweiz. *Revue suisse de Zool.*, Genève, 1900.
1900. RIBAUCCOURT (E. DE). — Sur quelques détails, etc. *Comptes rend. des Sciences de la Soc. de Biol.*, Paris, 1900.
1901. BEDDABD-FRANCK (E.). — Contributions to the Knowledge of the Structure and Systematic arrangement of Earthworms. *Proc. Zool. Soc.*, London, 1901, vol. 1, p. 187-206.
1901. BONUNHOL. — Étude du Spirographis. S. Pallanzani, *C. R. Acad. Sc.*, 3 juin, 1901.
1902. BEDDARD-ROUE EAND S.-M. PEDARB. — On a New Celome Organ un an Earthworms. *Proc. Zool. Soc.*, London, vol. 2, p. 164, 168, 1902.

1902. DER BOCK. — Le corps cardiaque et les Amœbocytes. *Revue Zool. Suisse*, t. 8, p. 107-166, 1902.
1902. JOHNSTON, SARAH WAUGH. — The Course of the Blood Flore in Lumbricus *Amer. morph. Soc., Science N.-S.*, vol. 15, p. 377, 78, 1902.
1902. JOHNSTON, SAARA WAUGH. — *Amer. Natur.*, vol. 36, p. 317.
1902. MICHAELSEN. — Der oligochäten. Fauna des Backal *Scie. Nat. Ver. Hambourg* Bd. 43-60.
1902. PIERANTONI. — Sull Syllidi gigante del Golfo Napoli *Monitor Zool Italia. Anno* 13 (Suppl.), 1902.
1903. BRETSCHER. — Zur Biologie und Fau. der Wanerbevoohneuden oligochaten der Irvets. *Biol. Centralbl.* Bd. 23, p. 31-47, 119-127.
1903. JOHNSTON SARAH WAUGH. — On the Blood Venets their Valves and the Course of the Blood in Lumbricus, *Biol. Bull.*, vol. 5, p. 74-84, 1903.
1903. JOHNSON J.-B. and SARAH WAUGH JOHNSON. — The Blood Flow and the structure of the Venets in the Earthworms. *Ann. Soc. Zool. Sc. N. S.* vol. 17, p. 532, 1903.
1903. MICHAELSEN. — Eure neue Haztosaseidnart und andere Oligachaeten aus dem Selezkischen *Sci Verk. Nat. Ver.*, Hamburg, 3, Bd., 10, P. 7.
1903. ROSA D. — Le valvole nei vasi dei Lombrichi. *Boll. Mus. Zool. Anat. Compar.*, Torino, vol. 18, n° 441, 1903.
1904. DESLEVREN. — Studien aus Oligochaeten. — *Gerlschr. wiss Zool.* Bd. 77, p. 398.
1904. ZOADRICH EDWIN. — On the branchial vessel of stem. In *Quart. journ. micros. Sc.*, vol. 8, 1904, 51-10.
04. MARTIS. — Lurgi Cagnessi dei Lombricidi dei Perenci. — *Boll. di Zool. ed Anat. comparative della Universita de Torino*, 30 octobre 1904.
05. LINDEN (COMTESSE M. von). — L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lepidoptères. Comparaison entre les phénomènes d'assimilation du carbone chez les chrysalides et les végétaux; l'augmentation de poids des chrysalides n'est pas due à l'absorption de l'eau. *Comptes rendus de la Soc. de biol.*, 23, 1906, p. 692, 694 et 696, 1905.
06. RIBAUCCOURT (E. DE) ET A. COMBAULT. — Utilité des vers de terre en agriculture. Extrait du *Journal de l'Agriculture*, octobre 1906.
07. BOHN GEORGES. — Des processus de calcification chez les animaux. *Soc. de Biol.* Séance du 13 avril 1907.
07. COMBAULT ANDRÉ. — Quelques expériences pour déterminer le rôle des glandes calcifères des Lombrics. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.* 16 mars 1907, t. LXII, p. 440.
07. COMBAULT ANDRÉ. — Sur l'histologie des glandes calcifères des Lombrics. *Comp. rendus de la Soc. de Biol.*, 20 avril 1907, t. LXII, p. 570.
07. COMBAULT ANDRÉ. — Recherches sur le développement des glandes calcifères des Lombrics. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.*, 20 avril 1907, TLXII, p. 630.
07. COMBAULT ANDRÉ. — Recherches sur la « circulation » des glandes calcifères des Lombrics. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.* 11 mai 1908, t. LXII, p. 854.
07. COMBAULT ANDRÉ. — Du cours du sang chez l'*Helodrilus caliginosus*. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.* 1^{er} juin 1907, t. LXII, p. 1003.
07. COMBAULT ANDRÉ. — De l'influence du milieu sur la sécrétion des glandes calcifères des Lombrics. *Comp. rend. de la Soc. de Biol.* 27 juillet 1907, t. LXII, p. 268.
07. COMBAULT ANDRÉ. — Sur la respiration des Lombrics, *Congrès de Reims de la Société pour l'avancement des Sciences.* Séance du 3 août 1907.
07. LINDEN (Comtesse von). — L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lepidoptères, *Compt. rend. de la Soc. de Biol.*, 2, 9 et 16 mars 1907, pp. 360, 371 et 428.
07. SPENCER BALDWIN. — Descriptions of Australian Earthworms. Port. I, *Rec. R. Loc. Victoria N. S.* Vol. 13, pp. 29, 67.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — RESPIRATION INTRAMOLÉCULAIRE.

MINÉRALOGIE. — GITES STANNIFÈRES.

VU ET APPROUVÉ,

Paris, le 30 novembre 1908.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.



Photographie d'une aquarelle représentant les différences de coloration du sang dans les sinus sanguins externes et dans les sinus sanguins internes de l'organe de Morren (partie postérieure).

COULOMMIERS

Imprimerie PAUL BRODARD.

COULOMMIERS

Imprimerie PAUL BRODARD.
